P. Müller

Tiergeographie

Teubner Studienbücher
Geographie



Teubner Studienbücher

Geographie

Bahrenberg/Giese: **Statistische Methoden und ihre Anwendung in der Geographie**
308 Seiten. DM 29,80

Herrmann: **Einführung in die Hydrologie**
151 Seiten. DM 22,80

Müller: **Tiergeographie**
Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatoreigenschaften von Arealen.
268 Seiten. DM 28,80

Semmel: **Grundzüge der Bodengeographie**
120 Seiten. DM 24,80

Weischet: **Einführung in die Allgemeine Klimatologie**
Physikalische und meteorologische Grundlagen.
Ca. 272 Seiten. Ca. DM 26,–

Preisänderung vorbehalten

Teubner Studienbücher Geographie

P. Müller

Tiergeographie

Studienbücher der Geographie

Herausgegeben von

Prof. Dr. Ch. Borcherdt, Stuttgart
Prof. Dr. C. Rathjens, Saarbrücken
Prof. Dr. E. Wirth, Erlangen

Die Studienbücher der Geographie wollen wichtige Teilgebiete, Probleme und Methoden des Faches, insbesondere der Allgemeinen Geographie, zur Darstellung bringen. Dabei wird die herkömmliche Systematik der Geographischen Wissenschaft allenfalls als ordnendes Prinzip verstanden. Über Teildisziplinen hinweggreifende Fragestellungen sollen die vielseitigen Verknüpfungen der Problemkreise wenigstens andeutungsweise sichtbar machen. Je nach der Thematik oder dem Forschungsstand werden einige Sachgebiete in theoretischer Analyse oder in weltweiten Übersichten, andere hingegen in räumlicher Einschränkung behandelt. Der Umfang der Studienbücher schließt ein Streben nach Vollständigkeit bei der Behandlung der einzelnen Themen aus. Den Herausgebern liegt besonders daran, Problemstellungen und Denkansätze deutlich werden zu lassen. Großer Wert wird deshalb auf didaktische Verarbeitung sowie klare und verständliche Darstellung gelegt. Die Reihe dient den Studierenden der Geographie zum ergänzenden Eigenstudium, den Lehrern des Faches zur Fortbildung und den an Einzelthemen interessierten Angehörigen anderer Fächer zur Einführung in Teilgebiete der Geographie.

Tiergeographie

Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatorbedeutung von Arealen

Von Dr. rer. nat. Paul Müller
Professor an der Universität des Saarlandes

1977. Mit 132 Abbildungen

B. G. Teubner Stuttgart

Prof. Dr. rer. nat. Paul Müller

1940 geboren in Saarbrücken. Studium der Zoologie, Botanik, Biochemie, Geographie und Paläontologie an der Universität des Saarlandes. 1967 Promotion; 1971 Habilitation für Biogeographie; 1971 Professor und Leiter der Abteilung für Biogeographie an der Universität des Saarlandes.

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Müller, Paul

Tiergeographie: Struktur, Funktion, Geschichte u. Indikatorbedeutung von Arealen. – 1. Aufl. – Stuttgart: Teubner, 1977
(Teubner-Studienbücher: Geographie)
ISBN 3-519-03406-9

Printed in Germany
Satz und Druck: Beltz-Offsetdruck, Hemsbach/Bergstraße
Binderei: G. Gebhardt, Ansbach
Umschlaggestaltung: W. Koch, Sindelfingen

KARL WEBER

und

WALTER DIEHL

in Dankbarkeit gewidmet

Vorwort der Herausgeber

Die Reihe „Studienbücher der Geographie" geht mit der vorliegenden „Tiergeographie" von Herrn Paul Müller, Saarbrücken, etwas über die zwischen Herausgebern und Verlag vereinbarte Konzeption hinaus. Das Buch eignet sich sehr wohl als Einführung und zum Selbststudium, wendet sich jedoch ebenso an wissenschaftlich fortgeschrittene Geographen und Biologen, denen Einblick in die modernen Probleme und Forschungsaufgaben der Tiergeographie gegeben wird, und zwar mit einem hohen Anspruch an den vorausgesetzten Wissensstoff und an den konzentrierten Mitvollzug der gebotenen Gedankengänge.

Tiergeographie ist von der deutschen Geographie, trotz der Ansätze von Waibel und einiger seiner Schüler, über Jahrzehnte vernachlässigt oder als von der Zoologie wahrzunehmende Verbreitungslehre angesehen worden. Herr Müller bemüht sich zu zeigen, daß die Tiergeographie als integrierter Bestandteil der Biogeographie in eine ökologische Konzeption der Geographie hineingehört, daß sie Beiträge zur Kenntnis von Landschaften und von der Genese von Landschaften zu liefern vermag und daß sie in praktischer Anwendung bei der Erfassung und beim Verständnis von Umweltqualität Hilfe leisten kann. Die Herausgeber haben daher das Manuskript von Herrn Müller in die Reihe der Studienbücher aufgenommen, um ein Fachgebiet im Grenzbereich zwischen Biologie und Geographie zu fördern und um auch in der Geographie, bei Studierenden und Lehrern, neues Verständnis für tiergeographische Fragen zu wecken.

Stuttgart, Saarbrücken, Erlangen, im Sommer 1976

Ch. Borcherdt C. Rathjens E. Wirth

Vorwort

Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatoreigenschaften von Arealen stehen im Mittelpunkt tiergeographischer Forschung. Populationen und damit auch deren Verbreitungsgebiete wurden und werden von einer Fülle endo- und exogener Faktoren beeinflußt und gesteuert. Mannigfaltige Wechselbeziehungen bestehen zwischen ihnen und anderen ökologischen und genetischen Strukturen der Biosphäre. Deshalb müssen chorologische, ökologische und populationsgenetische Kriterien gleichberechtigt neben historischen berücksichtigt werden, wenn es gilt, Struktur, Funktion und Dynamik eines Areals zu erhellen. Eine solche Betrachtung löst naturgemäß den rein chorologischen Arealbegriff auf und verpflichtet sich, ein Verbreitungsgebiet als Arealsystem zu verstehen. Rezent-ökologische und historische Informationen über die Populationen und die von ihnen belebten Landschaften fließen in Arealsystemen zusammen. Sie sind lebendige Teilsysteme unserer Landschaften und gehören damit zur „Einheit stufenweise integrierter Lokalsysteme" (ROSENKRANZ 1850), ohne deren Gesamtkenntnis weder wissenschaftstheoretische noch praktische Weiterentwicklung möglich erscheint.

Alle Organismen einschließlich des Menschen durchliefen ihre Evolution in Landschaften und gewinnen ihr Leben in der bewußten oder unbewußten Auseinandersetzung mit ihnen. Die richtige Interpretation des Informationsgehaltes eines Arealsystems ist deshalb sowohl für die Geographie als auch für die Biologie von entscheidender Bedeutung. Tiergeographische Analysen und Schlußfolgerungen setzen jedoch zumindest in Teilbereichen eine vertiefte Kenntnis beider Wissenschaften voraus. Deshalb verwundert es nicht, daß eine „Tiergeographie" bei Geographen und Biologen unterschiedliche Erwartungen und Befürchtungen erweckt.

Geographisches Unbehagen vor einer „biologischen" Tiergeographie äußert sich zumeist in der berüchtigten Frage, „ob das noch oder schon Geographie" sei, während Biologen eine „zu geographische" Tiergeographie, die nach ihrer Auffassung grundlegende populationsgenetische und ökophysiologische Fragestellungen ungenügend berücksichtigt, befürchten. Während die einen verkennen, daß in der Geschichte der Tiergeographie diese Positionen nie konträr waren, verkennen die anderen, daß nicht die verwandten Methoden, sondern die Forschungsziele die Wissenschaften trennen.

Der Zoologe Hesse widmete 1924 dem Geographen Alfred Hettner, von dem er wesentliche Anregungen erhielt, seine Tiergeographie.

Die moderne Tiergeographie besitzt eine Fülle eigener Methoden, die sowohl von der Biologie als auch von der Geographie beeinflußt wurden. Diese können zur Erhellung des Werdegangs von Organismen und damit für ein biologisches Forschungsziel ebenso eingesetzt werden wie für die Analyse von Raumqualitäten, die ein Forschungsgegenstand der geographischen Wissenschaften sind. Ein Biologe wird ja auch nicht zum Chemiker, wenn er chemische Methoden zur Lösung eines biologischen Problems einsetzt.

Das vorliegende Buch für Studenten ist ein bescheidener Versuch, tiergeographische Grundlagen und Methoden aufzuzeigen. Vielleicht habe ich damit, getrieben von der Begeisterung für mein Fach, die Grenzen der Aufnahmefreudigkeit mancher Leser auf eine Probe gestellt. Das halte ich jedoch für notwendig, denn die wissenschaftlichen Erkenntnisse erfordern heute mehr denn je eine ehrliche und von großer Akribie getriebene Auseinandersetzung mit dem Stoff. Unsere drängendsten ökologischen und sozialen Probleme sind nicht durch „oberflächliche Diskussionen", sondern nur durch geduldige und induktive Forschungsarbeiten zu lösen.

Der aufrichtige Dank gilt deshalb besonders meinen Saarbrücker Mitarbeitern und Studenten, deren Diskussions- und Aufnahmebereitschaft in mir die Richtigkeit dieser Auffassung bestärkte. Ebenso herzlich habe ich Frau Chr. Benzmüller, die die beigefügten Karten zeichnete, und Frau A. Konzmann zu danken, die in bewährter Weise und wie immer „geduldig" jede Neufassung des Manuskriptes schrieb. Meiner Frau Elke danke ich besonders dafür, daß sie mir den für die Bearbeitung von „Arealsystemen" notwendigen Freiraum und damit eine wichtige Grundlage zur Fertigstellung des vorliegenden Buches schuf.

Saarbrücken, im April 1976 Paul Müller

Inhalt

1 Was ist Tiergeographie?

Forschungsziel der Tiergeographie ist die Aufklärung der Struktur, Funktion und Geschichte von Tierarealen.

Als Teilgebiet der Biogeographie erforscht sie die faunistische Ausstattung von Kontinenten, Ländern und Landschaften, die Entwicklung und gegenwärtige Dynamik von Tierarealen, die räumliche Verbreitung von Biozönosen und Ökosystemen und deren wechselseitige Beziehung zum Menschen. Aus einer ihrer zentralen Grundfragestellungen „Warum fehlt Art X in Raum Y?" bzw. „Warum kommt Art X in Raum Y vor?" ergeben sich die für die Tiergeographie notwendigen Methoden.

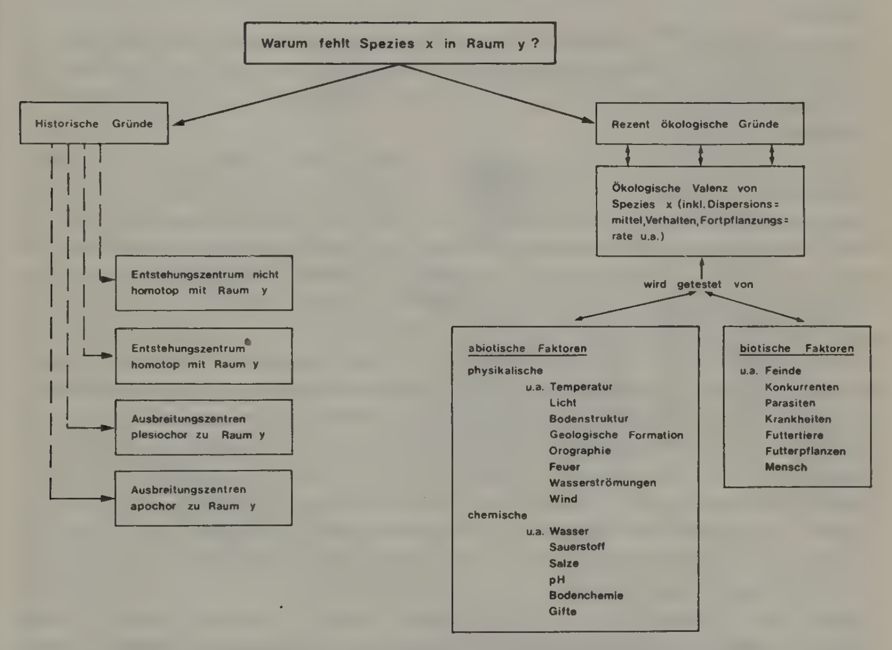


Abb. 1 Aus der Grundfragestellung der Tiergeographie „Warum fehlt Spezies X in Raum Y"? und ihrem Forschungsziel (der Kenntnis von Struktur, Funktion und Geschichte von Arealsystemen) entwickelt sich ihr methodischer Ansatz

Nur dann, wenn die Tiergeographie in der Lage ist, die Struktur und Funktion eines Areals zu erhellen, kann sie die berechtigten Forderungen erfüllen, die von Geographie und Biologie gleichermaßen an sie gestellt werden. Die Geschichte der Zoogeographie verläuft weitgehend korreliert zu jener der Deszendenztheorie, Taxonomie und Ökologie. Es kann deshalb nicht verwundern, daß Frage- und Zielvorstellungen der einen Wissenschaft ohne hinlängliche logische Überprüfung

auf die andere übertragen wurden. Während Biologen von der Tiergeographie methodische Beiträge zur Evolutionstheorie erwarten, ist das geographische Forschungsziel der Tiergeographie die Erhellung von Raumqualitäten und räumlichen Wirkungsgefügen. Durch die Anwendung spezieller tiergeographischer Methoden wird der Geograph genauso wenig zum Biologen, wie der Biologe durch Verwendung chemisch-physikalischer Methoden zum Chemiker oder Physiker wird. Nicht die verwandten Methoden, sondern die Forschungsziele trennen die Wissenschaften.

Die Valenz einer bestimmten Art in ihrer Umwelt ist eine ökologische Fragestellung. Die Kenntnis dieser ökologischen Valenz ist eine grundlegende Voraussetzung für die kausale Interpretation eines Areals, dessen Erforschung Gegenstand der Biogeographie ist. Das Vorkommen eines Tieres oder einer Pflanze an einer bestimmten Erdstelle hat populationsgenetische, ökologische und geschichtliche Ursachen.

Organismen können an einem Ort nur vorkommen, wenn ihre ökologische Valenz, der Spielraum der Lebensbedingungen, in dem eine Art oder ein Einzeltier zu gedeihen vermag, nicht im Widerspruch zu der Gesamtheit der dortigen Umweltbedingungen steht.

Ökologisch streng an einen Lebensraum gebundene Taxa werden, da sie von dem Zusammenwirken der an der betreffenden Erdstelle wirkenden Faktoren abhängig sind, zu Indikatoren für die Gesamtheit der äußeren Lebensbedingungen, die auf ihre Lebensstätte einwirken, und durch ihre Verbreitung zu Begrenzungsfaktoren von Räumen mit gleichen oder ähnlichen Umweltbedingungen. Die Flechte *Hypogymnia physodes*, die in unserem Klima weitverbreitet sein könnte, ist hochempfindlich gegen verschiedene Immissionen (u. a. SO_2). Bei Konzentrationen von 0,11 mg SO_2/m^3 Luft verschwindet die Art im allgemeinen und schafft durch ihre räumlichen Verbreitungsmuster ein Indikationsmosaik zu einer stadtklimatischen Kartierung. Zahlreiche andere Pflanzenarten spielen als Indikatoren für bestimmte Mineralien bei der Suche nach neuen Erzvorkommen eine beachtenswerte Rolle (Brooks 1972). So kennen wir u. a. typische Serpentin-, Zink- und Kupfer-Pflanzen (Lyon et al. 1970). Ähnliche Beispiele finden sich auch bei Tieren. So beruht das Saprobiensystem, zur gütemäßigen Bewertung unserer Gewässer, auf der ökologischen Valenz und räumlichen Verteilung von Bioindikatoren. Voraussetzung für große Indikatorqualität ist eine geringe ökologische Valenz, wie sie stenöke Arten, die ökologisch streng an einen spezifischen Biotop gebunden sind, auszeichnet. Euryöke Arten können im Gegensatz hierzu unter stark voneinander abweichenden Lebensbedingungen existieren. Innerhalb einer Art kann es eine große bzw. geringe intraspezifische Variabilität in der ökologischen Valenz geben. Populationen, die in Randlagen eines Areals leben, zeigen häufig eine andere ökologische Valenz als Organismen im zentralen Arealteil, Männchen eine andere als Weibchen, Jungtiere eine von Adulten oftmals erheblich abweichende.

Die Laubheuschrecke *Conocephalus mandibularis* bevorzugt im Süden der Alpen und auch am Bodensee Schilfbestände und sehr nasse Wiesen, während sie an ihrer

Nordgrenze auf trockenen Wiesen und Maisfeldern vorkommt. Futterpflanzenwechsel ist von Arealgrenzen oft zitiert worden. Die Blattkäfer *Chrysomela polita* und *Cassida viridis* fressen in den Tallagen Österreichs an *Mentha longifolia*, gehen in trockenen Hanglagen jedoch auf *Origanum vulgare* (*Chrysomela polita*) und *Salvia glutinosa* (*Cassida viridis*) über (Kühnelt 1960).

Der Schmetterling *Lasiocampa quercus* frißt in Mitteleuropa vorwiegend an *Sarothamnus, Rubus* und *Prunus*, während die nordwestdeutschen Populationen sich auf *Calluna* als Futterpflanze spezialisierten. Beispiele für Veränderung der ökologischen Valenz im Verlauf eines Wachstums- bzw. Alterungsprozesses kennen wir von den meisten räuberisch lebenden Tierarten. Ihr Beutespektrum, und damit ihre jeweilige Stellung in einem Ökosystem, ändert sich im Verlaufe ihres Lebens mit zunehmender Größe.

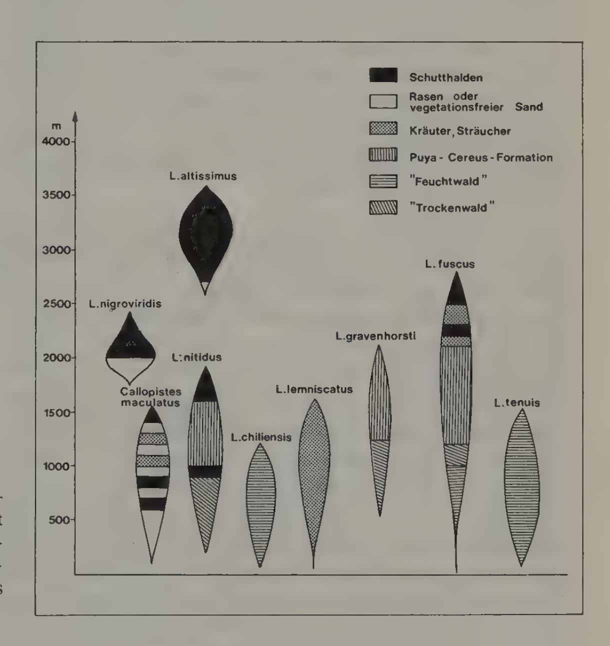


Abb. 2
Vertikale Verbreitung und ökologische Standortbindung von acht Erdleguanen der Gattung *Liolaemus* und von *Callopistes maculatus* bei Santiago de Chile (aus Müller 1973)

Diese Beispiele verdeutlichen, daß nicht ohne sorgfältige Analyse von der „ökologischen Valenz“ eines Organismus gesprochen werden darf. Das gilt auch für die „Konstanz der ökologischen Valenz“, obwohl viele Paläontologen mit ihr ohne Möglichkeit zur Überprüfung arbeiten müssen. Solange man sich dieser Probleme bewußt bleibt, wird eine Rekonstruktion, z. B. des mesozoischen Lebensraumes, basierend auf der bekannten ökologischen Valenz rezenter Taxa mit der notwendigen Vorsicht interpretiert.

Wie sich ein Tiergeograph mit bestimmten Fliegen, z. B. Chironomiden, und ihrer Bedeutung für transozeanische Landverbindungen beschäftigt, so kann er Arealdy-

namik von *Glossina, Anopheles, Aedes, Panstrongylus megistus* oder *Triatoma infestans* untersuchen. Die allgemeine Bedeutung seiner Untersuchungstiere z.B. für die Geomedizin ist dabei jedoch völlig verschieden. Während Chironomiden am Auftreten von Krankheiten weitgehend unbeteiligt zu sein scheinen, ist das endemische Vorkommen der anderen Arten Ursache für die regionale Bindung spezifischer Krankheiten (Schlafkrankheit, Malaria, Gelbfieber, Chagas). Geomedizin ist diejenige Forschungsrichtung der Krankheitsursachenlehre, die sich unter Beachtung der Ergebnisse der Mikrobiologie, Parasitologie und Immunitätslehre mit der Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Bindungen von Krankheits- und Seuchenvorkommen an das Erdgeschehen im weitesten Sinne einschließlich der atmosphärischen Vorgänge befaßt (JUSATZ 1964, 1972).

Die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der den Verbreitungsgebieten zugehörenden Arten erhellt die Entstehungsgeschichte unserer Landschaften und Kontinente sowie den Ablauf weltweiter Klima- und Vegetationswechsel. Landschaften, Räume und Entwicklungsgeschichte der in ihnen lebenden Tiere durchdringen und erhellen sich in der Tiergeographie wechselseitig. Damit liefern die Ergebnisse der Tiergeographie wesentliche Beiträge zu einem tieferen Verständnis der Evolutionsgeschichte der Organismen, unserer gegenwärtigen landschaftlichen Verhältnisse und unserer eigenen Umwelt.

Um dieses Ziel zu erreichen, bedient sich die Tiergeographie verschiedener Methoden, die gleichberechtigt nebeneinander stehen. Dabei werden die bis in die jüngste Zeit häufig getrennt behandelten Bereiche ökologische, historische und experimentelle Tiergeographie als kohärente Einheiten aufgefaßt. Dadurch verwischen sich jedoch nur im rezentökologischen Bereich methodisch die Grenzen zwischen Biogeographie und Ökologie, und man kann MACARTHUR und WILSON (1971) zustimmen, wenn sie bekennen: „Nun bezeichnen wir uns beide als Biogeographen und können keinen wirklichen Unterschied zwischen Biogeographie und Ökologie erkennen." Erster Arbeitsschritt der Tiergeographie ist die Erfassung und Ordnung der verwirrenden Mannigfaltigkeit der lebendigen Erscheinungen im Raum. Sie bedient sich dazu der Arealkunde (= Chorologie), deren Aufgabe die möglichst genaue und lückenlose Beschreibung der Verbreitungsgebiete der Organismen ist, der Faunistik, die den Artenbestand derErde zu erfassen sucht, und der systematischen und biozönotischen Tiergeographie. In der systematischen Tiergeographie wird die räumliche Verbreitung einer größeren Tiergruppe (Vögel, Carnivoren usw.) dargestellt. Dagegen untersucht die biozönotische Tiergeographie die Verbreitung und Dynamik von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen (vgl. S. 109). Nach Kenntnis der biozönotischen Zugehörigkeit einer Art muß ihre ökologische Bindung an die von ihr bewohnten Standorte geklärt werden (Aufklärung der ökologischen Valenz). Diese Fragestellung ist der experimentellen Analyse zugänglich (vgl. THIELE 1974). Gleiches gilt im übrigen auch für die Überprüfung der passiven Ausbreitungsmöglichkeiten von Organismen.

Die Aufklärung der ökologischen Bindung eines Organismus verläuft korreliert zur Analyse der genetischen Populationsstruktur und der Erhellung der Geschichte

eines Areals. Die räumliche Geschichte eines Areals muß zwangsläufig nicht korreliert verlaufen zu den einzelnen Entwicklungsstufen eines Taxons. Eine refugiale Arealphase, die während der Geschichte einer Art auftritt, muß nicht Differenzierungsprozesse auslösen. Deshalb ist eine ausschließlich historisch-phylogenetische Arealanalyse, solange sie nicht durch eine entsprechende ökologische Argumentation abgesichert wird, tiergeographisch fragwürdig, obwohl sie systematisch die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen verdeutlicht (vgl. Ausbreitungszentren S. 226). Nach Aufklärung der Strukturen eines Areals beginnt die Analyse seiner Funktion. Es versteht sich dabei von selbst, daß jedes Areal eine ökologische und eine phylogenetische Funktion besitzt. Arten, die innerhalb ihres Areals in verschiedenen Ökosystemen vorkommen (z. B. Regenwald und Savanne), nehmen in diesen gleiche oder unterschiedliche Funktionen wahr. Um die Funktion befriedigend aufklären zu können, muß die Arealstruktur vor dem Hintergrund der genetischen und ökologischen Makrostruktur der Biosphäre gesehen werden. Erst durch die Kenntnis der Struktur, Funktion und Geschichte von Arealen kann die Tiergeographie die in sie gesetzten Erwartungen erfüllen. Daß wir hierzu noch einen weiten Weg vor uns haben, bedarf keiner vertieften Betrachtung. „Struktur und Funktion von Arealen" bedeutet eine methodische Begrenzung. Sie ist notwendig, um der Tiergeographie ihren Platz in den Wissenschaften zuzuweisen. Jede vorschnelle synthetische Betrachtung führt dann zur Verschwommenheit, wenn die eigene methodische Aussagefähigkeit nicht zuvor klargelegt wurde. Wenn Tiergeographie auf die Analyse der Struktur und Funktion von Arealen beschränkt bleibt, dann vermag sie auch in der angewandten Forschung einen Platz einzunehmen. Die Bedeutung einer angewandten Tiergeographie wird dort sofort erkannt, wo der Forschungsgegenstand parasitische, krankheitsübertragende oder wirtschaftlich bedeutsame Tierarten sind. Die Geschichte der Domestikation unserer Haustiere enthält eine Reihe tiergeographischer Aspekte. Auch in der biologischen Schädlingsbekämpfung spielt die Angewandte Tiergeographie eine entscheidende Rolle. So ist z. B. die Kenntnis der ökologischen Valenz und rezenten Verbreitung des Moskitofisches *Gambusia affinis* Grundvoraussetzung für seinen erfolgreichen Einsatz in Gebieten außerhalb seines natürlichen Areals. Gleiches gilt für krankheitsübertragende Dipteren (vgl. LAVEN 1959, 1969, 1972). Das Saprobiensystem, und damit die räumliche Verteilung bestimmter Indikatororganismen, findet heute verstärkte Verwendung in der Raum- und Regionalplanung, und auch die Stadtplanung wird in Zukunft stärker als bisher die räumliche Verteilung von Organismen in einem städtischen Ökosystem bei einer erfolgreichen Planung berücksichtigen müssen (MÜLLER 1972, 1973, 1974).

Tiergeographisches Arbeiten ist (nach unserer bisherigen Kenntnis über das Vorkommen von Leben außerhalb unseres Planeten) an die Biosphäre gebunden.

2 Die Biosphäre

Die Biosphäre stellt den belebten Teil des ranghöchsten Ökosystems, der Geosphäre dar, zu der die Lithosphäre, Hydrosphäre, Pedosphäre, Biosphäre, Atmosphäre und Anthroposphäre gehören. Ihre wichtigste äußere Energiequelle ist die Sonne. Ihre primäre Strahlung (an der oberen Grenze der Atmosphäre 2 cal · cm^2 · min), astronomische Verhältnisse (Erdbahn; Neigung der Erdachse, zur Zeit 23,5 °; Stellung zu den Nachbarplaneten u.a.), Topographie und die Verteilung von Land und Meer greifen tief ein in die klimatischen Prozesse. Diese steuern entscheidend die mosaikartige Anordnung ökologischer und genetischer Strukturen auf unserem Planeten. Ökologische Elemente mit unterschiedlicher Geschichte und damit oftmals auch abweichender genetischer Struktur werden von diesen Kräften zu groß- und kleinräumigen Systemen „zusammengeführt". Die Biosphäre umzieht als Meer-, Süßwasser-, Land- und Lufthülle den Erdball als eine maximal 20 km breite Schicht. Sie ist ein heterogenes System, das mit dem anorganischen Anteil der Geosphäre das ranghöchste Ökosystem darstellt. Die Erdrinde ist die Geburtsstätte der Biosphäre (SCHMITHÜSEN 1968, STUGREN 1972), die Biogenosphäre (ZABELIN 1959) oder die Probiosphäre (KOVALSKIJ 1963). Der belebte Anteil der Erdrinde beträgt nur 0,1 % (= $10^{14} - 10^{15}$ t). Die Grenzen der Biosphäre werden von der ökologischen Valenz lebender Systeme bestimmt. Ihre obere Grenze fällt mit der Ozonschicht, die eine große Menge der UV-Strahlung absorbiert, zusammen. Während im Polarbereich Leben nur bis 8 km Höhe vorkommt, dringt es im Äquatorgürtel bis 18 km Höhe vor. In 11 km Höhe werden noch regelmäßig Bakterien und Schimmelpilzsporen gefunden, und in 7 km Höhe Kondore beobachtet.

Die Atmosphäre stellt ein Gasgemisch dar, das von der Schwerkraft des Himmelskörpers festgehalten wird. Die wichtigsten an der Zusammensetzung der Lufthülle beteiligten Stoffe sind:

Stickstoff	=	78,1 %
Sauerstoff	=	20,94 %.

(Nach Messungen des American National Bureaus of Standards ist der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre seit 1910 im wesentlichen unverändert geblieben. Er variierte zwischen 20,945 und 20,952 %.)

Argon	=	0,934 %
Kohlendioxyd	=	0,03 %.

(Nach Forschungsergebnissen des Stanford Research Institute entstammen nur 1,3 % des CO_2 der Atmosphäre von durch den Menschen bedingten Verbrennungsprozessen. Seit der Jahrhundertwende steigt die CO_2-Konzentration um etwa 0,7 ppm/Jahr.)

Wasserstoff	=	0,01 %	Krypton	=	0,0001 %
Neon	=	0,0018 %	Xenon	=	0,000009 %
Helium	=	0,0005 %	Wasserdampf	=	wechselnd.

Die Atmosphäre gliedert sich auf in:

1. Troposphäre [bis 20 km stärkste horizontale + vertikale Durchmischung! Wasserdampf und damit Wettergeschehen! Unter bestimmten meteorologischen Bedingungen treten auch vertikal eng begrenzte Schichten auf, in denen die Temperatur mit wachsender Höhe zu- anstatt abnimmt (Temperaturumkehr-Inversion)]
2. Stratosphäre (+ 50 km; −50° bis −85° C an Basis)
3. Mesosphäre
4. Ionosphäre
5. Exosphäre.

Luftplanktonuntersuchungen (u.a. Glick 1939) zeigen, daß die Atmosphäre jedoch nicht in allen Bereichen von Leben erfüllt ist und daß die Artenzusammensetzung erheblich schwankt.

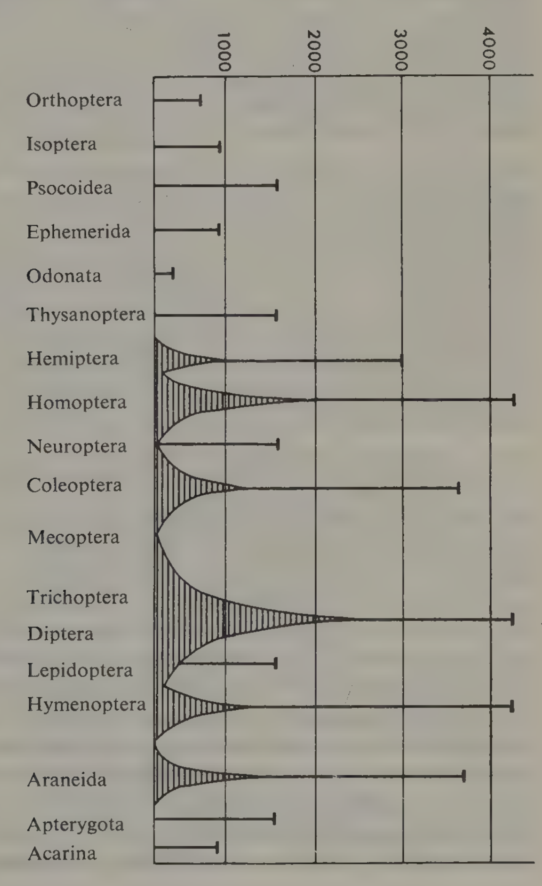


Abb. 3
Vertikale Verbreitung von Arthropoden in der Atmosphäre (nach Glick 1939)

Das meiste Leben ist an Sauerstoff gebunden. Ein Leben ohne O_2 ist für manche Tiere und Pflanzen dadurch möglich, daß sie durch fermentative Zersetzung der reichlich verfügbaren Nahrung genügend Energiemengen freisetzen können.

Zahlreiche Organismen besitzen eine hohe Resistenz gegen Kohlendioxyd, Schwefelwasserstoff und Ammoniak (u. a. Fäulnisbewohner: Nematoden, gamasiforme Milben, Collembolen). Deutlichere limitierende Wirkung entfalten im Wasser gelöste Gase.

Als Minimumfaktor wirkt Sauerstoff auch hier begrenzend, wobei sich die einzelnen Organismen allerdings unterschiedlich verhalten. Auf der abgestuften Fähigkeit, den verfügbaren Sauerstoff auszunutzen, baut das Saprobiensystem auf (KOLKWITZ 1950).

Ähnlich wie die Atmosphäre ist auch die Hydrosphäre nicht gleichmäßig mit Leben erfüllt. In den Tiefen des Schwarzen Meeres und mancher durch eine Barre abgeschlossener norwegischer Fjorde hat die reichliche Entwicklung von H_2S das vorhandene O_2 gebunden, und in mittleren Tiefen der Tropenmeere, wo die Vertikalzirkulation sehr schwach ist, herrscht große Armut an O_2. Manche Süßwasserseen sind im Sommer in der Tiefe sauerstofffrei. In Flüssen wird unterhalb von großen Städten durch die Fäulnisvorgänge in den Abwässern das O_2 verbraucht. Grünes Phytoplankton kommt im Meer noch in 400 m Tiefe vor.

Heterotrophe Lebewesen sind selbst am Boden der pazifischen Tiefseerinnen in mehr als 9000 m Tiefe gefunden worden. Der für die Lebensvorgänge wichtige Sauerstoff kann durch Diffusion oder Konvektion bis dorthin gelangen. Die Lithosphäre ist im allgemeinen nur in der obersten Bodenschicht (= Pedosphäre) gleichmäßig von Leben erfüllt. Abgesehen von Höhlen und Erdöllagern ist die feste Erdoberfläche im allgemeinen nur bis fünf Meter Tiefe von Bodentieren belebt. In festem Gestein fehlt Leben. In Erdöllager dringen anaerobe Bakterien bis zu 4000 m ein. Regenwürmer wurden im südlichen Ural noch in 8 m, Termitengänge in den madegassischen Wäldern noch in 25 bis 50 m Tiefe gefunden.

Neben dem Sauerstoff ist ein weiterer wichtiger limitierender Faktor die Temperatur. Da sich der Ablauf physiologischer Prozesse aller Lebewesen nach der VAN T'HOFFschen Regel vollzieht, hat die Umgebungstemperatur eine hohe Bedeutung.

Die Reaktionsnorm gegen Temperaturveränderungen ist für poikilotherme und homoiotherme Organismen von unterschiedlicher Bedeutung (PRECHT, CHRISTOPHERSEN, HENSEL und LARCHER 1973). Als untere Temperaturgrenze für poikilotherme Tiere können die in der Tiefsee gemessenen Temperaturen zwischen 0° C und −2,5° C gelten, doch ist die Mehrzahl der Organismen bei so niedrigen Dauertemperaturen nicht lebensfähig. Im Tiefenwasser der Hudsonbai, das sich im Sommer nicht über 1,8° C erwärmt, leben keine Fische. Wie fein eine Temperatur-Adaptation physiologisch geregelt sein kann, zeigt *Pecten groenlandicus*. Sie lebt in 25 m Meerestiefe vor der Küste Grönlands. Die von ihr bewohnten Wasserschichten sind relativ nahrungsarm, und deshalb versucht sie, höhere Wasserschichten zu erreichen. Sobald sie jedoch die 0°-Linie überschwimmt, steigt der Stoffwechsel (gemessen am Sauerstoffverbrauch) so stark an, daß die Art ihren Nahrungsbedarf dennoch nicht decken kann. Stoffwechselphysiologisch ist die Art gezwungen, sich

unmittelbar an der Grenze von nahrungsreicher Oberflächenschicht und kalter Tiefenschicht aufzuhalten. Ähnliche Anpassungen liegen offensichtlich auch bei terrestrischen Tierarten vor. Die Schneefauna kann auf Schnee oder Eis als Substrat leben und ernährt sich hauptsächlich aus angewehten organischen Resten, dem Kryokonit. Zur Schneefauna gehören die ganzjährig aktiven Gletscherflöhe (Urinsekten der Ordnung Collembola), die in den Alpen durch Arten der Gattung *Isotoma* vertreten sind, die unter dem Neuschnee auf der Oberfläche des Altschnees überwintern und sich von Coniferennadeln ernähren. Geringe Wärmeleitfähigkeit und Temperatur, starke Strahlenreflexion und geringe Speicherung der Tageswärme sind die ökologischen Bedingungen in den Schneegebieten, an die die Schneefauna adaptiert sein muß. Kennzeichnend für die Schnee- und Eisgebiete der Antarktis, der Arktis und des Oreals der Hochgebirge sind mehrere Diatomeen-, Desmidiaceen-, Chloro- und Cyanophyceen-Arten, die als „Schneealgen" bezeichnet werden. Diese können so zahlreich auftreten, daß durch ihre roten oder violetten Farbstoffe der Schnee rot erscheint und sie als „Blutschnee" weithin sichtbar sind. Ein Extremfall ist die Alge *Haematococcus nivalis*, die den Firn der Alpen und Polargegenden rot färbt, eine Temperatur um 0° zum Gedeihen benötigt und oberhalb +4° C ihr Wachstum einstellt. Da für eine große Gruppe von Pflanzen 0° die äußerste Grenze der Entwicklung darstellt, ist die Frostgrenze von größter vegetationsgeographischer Bedeutung.

Homoiotherme Tiere können bei noch tieferen Temperaturen leben. DÖRRE (1926) berichtet von einem Nest einer Hausmaus mit sieben lebenden Jungen in der Nähe einer Kühlleitung einer Berliner Fabrik mit −11° bis −12° C Dauertemperatur. In den Kühlhäusern der Stadt Hamburg lebten Mäuse von gefrorenem Speck und legten bei −6° C ihre Nester im Gefrierfleisch an.

Ähnlich wie die untere Temperaturgrenze ist auch die obere von entscheidender Bedeutung. In heißen Quellen lebt der Rhizopode *Hyalodiscus* bei 54° C. Die Wasserschnecke *Bithynia therminalis* kommt in den Thermen bei Rom in 53° warmem Wasser vor. Der Kleinkrebs *Cypris balnearia* und die Zuckmücke *Dasyhelea terna* ertragen noch 51° C.

In heißen Quellen lebt der blaugrüne *Synechococcus lividus* noch bei 74° C.

In fast 90° heißen Quellen kommen noch Cyanophyceen und Bakterien vor. Pilzsporen und Mikroben hat man +140 bis 180° C ausgesetzt, ohne daß sie ihre Lebensfähigkeit einbüßten. SAUSSURE fand Aale im Becken von Aix bei 46°, und *Leuciscus thermalis* soll in Quellen von Trincomalee bei 50° leben.

Die Amphibien *Hyla raniceps, Bufo paracnemis, Leptodactylus ocellatus, Leptodactylus pentadactylus* und *Pseudis bolbodactyla* laichen in 38° C warmen Quellen und Bächen in der Umgebung von Pousada do Rio Quente (Goias, Brasilien).

Verschiedene Dauerstadien von Pflanzen und Tieren besitzen jedoch eine Widerstandsfähigkeit gegen Kälte und Hitze, die größer ist und wesentlich die Temperatur-Schwankungen übertrifft, die in der Gegenwart im irdischen Klima auftreten. Tönnchen des weltweit verbreiteten *Macrobiotus hufelandii* (Tardigrada) leben in Wasser wieder auf, wenn sie zuvor 20 Monate in flüssiger Luft (−190 bis −200° C) oder $8^1/_2$ Stunden in flüssigem Helium (−272° C), 10 Stunden bei

+60 bis +65° C und eine Stunde bei 92° C aufbewahrt (100° C wurden dagegen nur 15 Minuten lang ertragen, wobei etwa 30 % der Tönnchen abstarben; 103° C wirkten stets tödlich) oder 60 Tage lang im Exsikkator bei 8 % Luftfeuchtigkeit gehalten wurden.

Die afrikanische Zuckmückenart *Polypedilum vanderplanki* konnte unter experimentellen Bedingungen nach Austrocknung eine Erwärmung von +100° C und eine Abkühlung auf −196° C überleben.

Auch Bakterien konnten in flüssiger Luft bei −190° C bis zu einem halben Jahr kultiviert werden.

Substrate mit extremer chemischer Zusammensetzung sind in die Biosphäre als abiotische Enklaven eingeschlossen. Auffallend ist jedoch, daß durch Spezialanpassungen auch solche Gebiete von einzelnen Arten erobert werden können. Die Ephydride *Psilopa petrolei* bewohnt z.B. Erdöltümpel. Diese „Petroleumfliege" ist auf in die Tümpel gefallene Tiere und deren Reste angewiesen. Fumarolen, wo der Erde reichlich CO_2 entströmt, das durch seine größere Dichte die atmosphärische Luft am Boden verdrängt (z.B. in der Grotte del Cane bei Pozzuoli), sind dem Leben verschlossen. An den Mofetten am Ostufer des Laacher Sees (Eifel) findet man nicht selten die Leichen kleiner Vögel und Säuger (Finken, Mäuse), die bei der Nahrungssuche in die CO_2-Atmosphäre hineingeraten und verendet sind.

Die limitierende Wirkung und Bedeutung des pH-Wertes auf verschiedene Organismen wurde von Brock (1967, 1969) und Edwards und Garrod (1972) ausführlich diskutiert.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Biosphäre, von abiotischen Enklaven (Vulkane, Eis, abiotische Bereiche am Grunde von See- und Meeresbecken, extreme pH-Bedingungen) abgesehen, die in Einzelgewässer gegliederte Hydro-

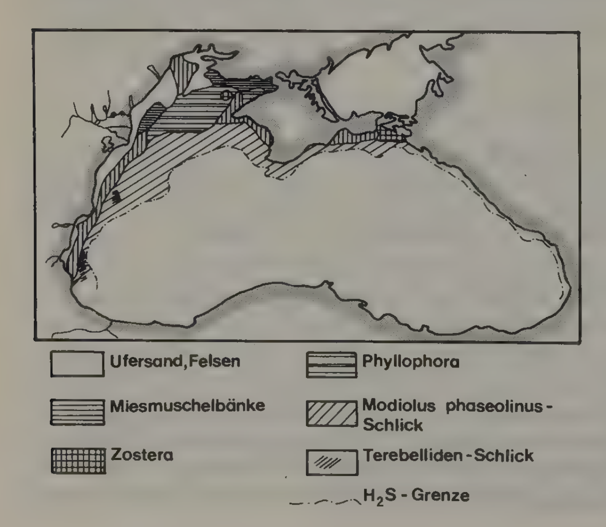


Abb. 4
Organismen-Besiedlung des Benthals des Schwarzen Meeres (nach Caspers 1951). Die Zone außerhalb der H_2S-Grenze ist unbelebt

sphäre, eine verhältnismäßig dünne Schicht der Lithosphäre (Ausnahmen Höhlen, Erdöllager), die Pedosphäre und die unterste Schicht der Atmosphäre umfaßt.

Die Biosphäre besitzt eine charakteristische ökologische und genetische Struktur (vgl. S. 62). Jede Population und damit auch jedes Tierareal steht in wechselseitiger Beziehung zu diesen Strukturen. Um die Funktion eines Areals verstehen zu können, ist deshalb nicht nur die Kenntnis seiner eigenen Struktur notwendig, sondern ebenso die Kenntnis der Strukturen der Biosphäre.

3 Die Arealstruktur

In der Evolutionsforschung ist die kleinste reale Grundeinheit die Art. Ihr entspricht in der Tiergeographie als Äquivalent das Artareal.

Unter dem Areal einer Tierart ist zunächst nur jener Teil des Verbreitungsgebietes zu verstehen, in dem sie sich ohne ständigen Zuzug von außen her dauerhaft fortzupflanzen vermag (DE LATTIN 1967). Diese enge Fassung des Arealbegriffes ist aus mehreren Gründen notwendig. Einerseits wird dadurch eine klare Trennung von Wohn-, Fortpflanzungs- und Wanderraum einer Art oder einer Rasse durchgeführt, andererseits erhält jener Raum, in dem durch die Fortpflanzung die Weitergabe der arteigenen Merkmale erfolgt, die vorrangige Bedeutung, die ihm im Verlauf der Entwicklungsgeschichte einer Population zukommt.

Manche Arten, die im Labor miteinander durchaus kreuzbar sind, können ihre kennzeichnenden Merkmale nur deshalb bewahren, weil sie zu unterschiedlichen Zeiten das gleiche Areal (= Fortpflanzungsgebiet) aufsuchen. Sie sind nicht geographisch, sondern zeitlich isoliert.

3.1 Arealstruktur und Populations-Differenzierung

Die Kenntnis der Arealstruktur steht am Anfang jeder tiergeographischen Forschung. Die Arealstruktur beinhaltet räumliche Gliederung (Arealform, Arealgröße u. a.), populationsgenetischen Aufbau sowie ein Dichte und Abundanz (Diversität) von Individuen und Populationen umfassendes Wirkungsgefüge. Sie ist die Architektur eines Verbreitungsgebietes, deren Kenntnis grundlegende Voraussetzung für jede kausale Arealanalyse ist.

Zwischen Arealstruktur und Art- bzw. Subspeziesbildung bestehen generelle Zusammenhänge. Von der artspezifischen Arealstruktur hängt die Arealfunktion ab. Die Arealform kann dreidimensional an einen vorgegebenen Raum angepaßt sein (horizontale, vertikale, dreidimensionale Strukturierung) und homotop bzw.

Abb. 5 Chromosomale Strukturtypen als Strukturmerkmale eines Areals. Als Beispiel wurde die Häufigkeit der chromosomalen Strukturtypen ST, AR und PP von *Drosophila pseudoobscura* im Westen der USA gewählt (nach SINNOT, DUNN und DOBZHANSKY 1958; aus SPERLICH 1973)

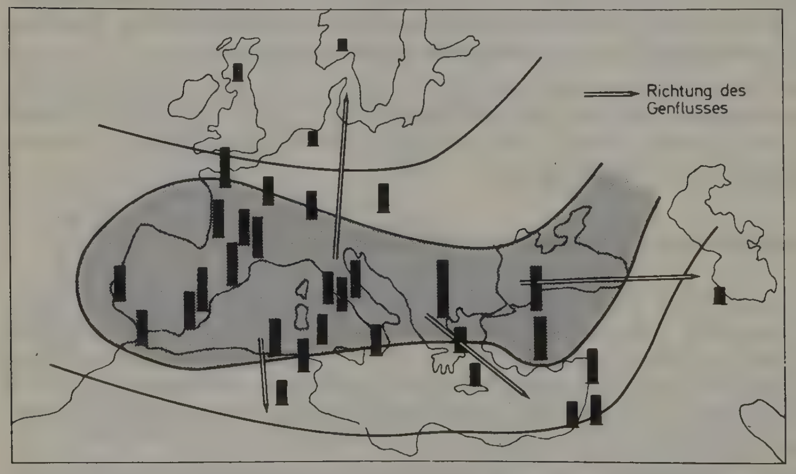


Abb. 6 Genetische Mannigfaltigkeit (Inversionsdichte) in natürlichen Populationen von *Drosophila subobscura*, als Strukturmerkmal ihres Artareals. Von einem Zentrum der Inversionsdichte im Mittelmeergebiet läßt sich eine peripher zunehmende Verarmung feststellen, die die Richtung des Genflusses markiert (nach BURLA, GOLDSCHMIDT, GÖTZ, JUNGEN, KNIGHT, KRIMBAS, KUNZE-MÜHL, PENTZOS-DAPONTE, PREVOSTI und SPERLICH; aus SPERLICH 1973)

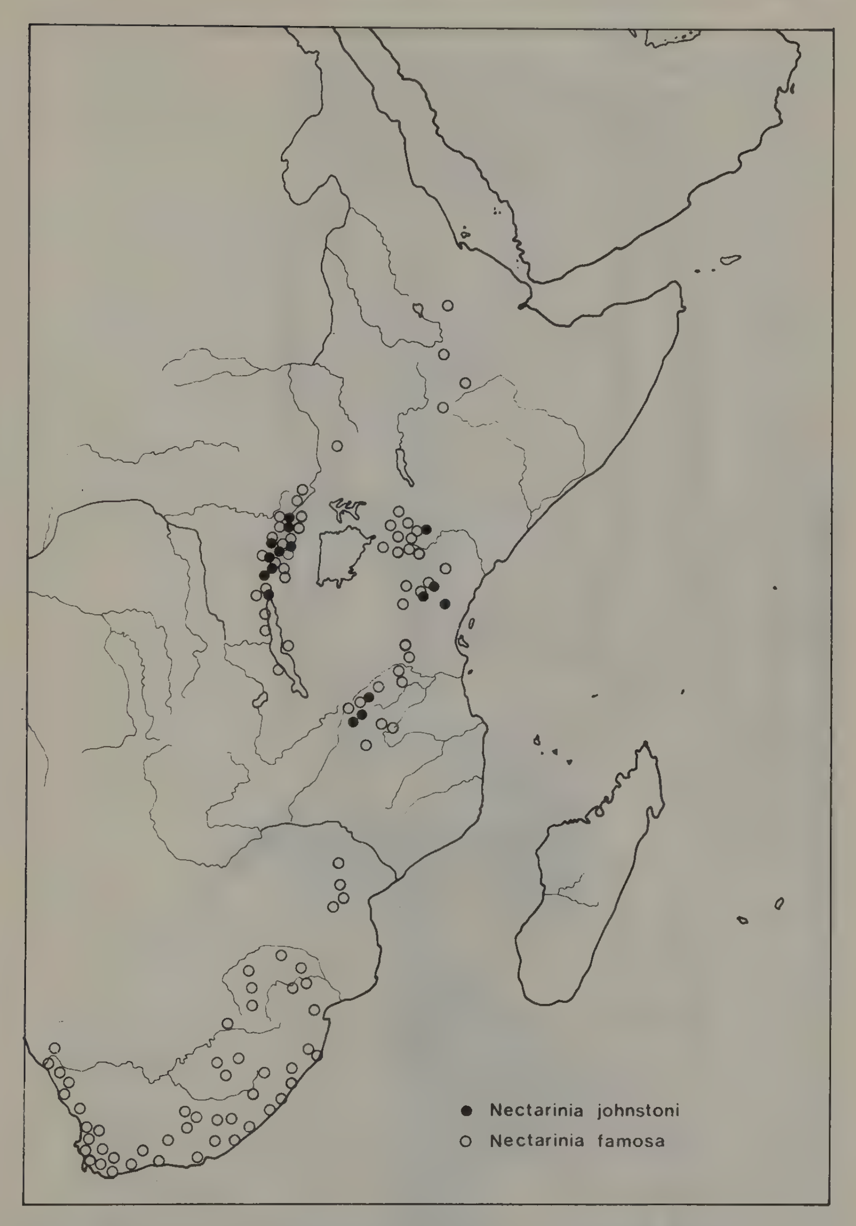


Abb. 7 Verbreitung der Nektarvögel *Nectarinia johnstoni* und *Nectarinia famosa. Nectarinia johnstoni* ist eine reine Hochlandart. *N. famosa* lebt mit ihr sympatrisch in den ostafrikanischen Gebirgen, dringt jedoch im Süden ihres Areals bis zum Meeresniveau vor.

Komponenten des Baumläufergesangs

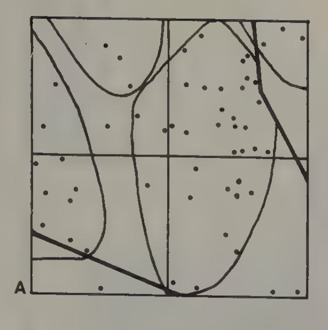
A B C D e E F

Orte in dem Bereich, in dem Untersuchungen gemacht wurden.

0 1000 km

Aufnahmeort	n	Noten in den Teilen e und E: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Oldenburg	23	3	18					2					
Braunschweig	6		1	3			2						
Giessen	3						1	2					
Ludwigsburg	19			17		2							
Rastatt	7			6		1							
Freiburg	26		4					22					
Lyon	5							5					
Valence	10			2	5								3
Puigcerda	3			3									
Gerona	8			1					7				
La Granja	25									1	23	1	
San Rafael	5									5			
Jimena	13			1					1			4	7

Abb. 8 Mosaikartige Verteilung von Gesangstypen als Strukturmerkmal des Baumläufer-Areals in Europa. (nach THIELCKE 1965)



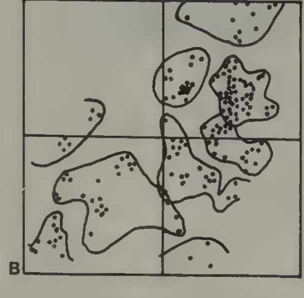


Abb. 9 Reviergrößen als Strukturmerkmale von Arealen. In einem Fichtenwald (A) ist die Reviergröße eines Buchfinken (*Fringilla coelebs*) größer als in einem sommergrünen Laubwald (B). In C wurde die Dynamik von Revieren der australischen Elster *Gymnorhina tibicen* dargestellt (nach Marler 1972). Individuen der Art verteidigen ihre Territorien. Einige Gruppen leben in Regionen, die zum Brüten ungeeignet sind, versuchen jedoch ständig, in geeignetere Reviere vorzudringen. Die unterbrochenen Pfeile verdeutlichen das Eindringen dieser Randgruppen in zentrale Reviere während der Brutzeit. Die kräftigen Pfeile zeigen das Eindringen von Winterschwärmen (z. B. im Jahre 1957)

heterotop zu verschiedenen Ökosystemen verlaufen. Auf Artniveau liegt häufig eine vom jeweiligen Biom (vgl. S. 114) abhängige Arealform vor. Dagegen sind Gattungen in vielen Fällen ökologisch pluripotent. Die Arealstruktur ist von der Arealgröße (Relikte, Kosmopoliten u. a.) abhängig. Für die populationsgenetisch gesteuerten Strukturelemente eines Areals sind von größter Bedeutung die Populations-, Dem- und Individuenverteilung, die Reviergröße einzelner Populationseinheiten, die Allel-, Chromosomen- und Genom-Verteilung der dem Areal zugehörenden Arten und die daraus resultierende intraspezifische Arealgliederung (Subspezies, Semispezies u. a.).

Populationen sind meist nicht gleichmäßig über ihr Areal verbreitet. Ihre Verteilung kann vom Zufall beeinflußt sein. Häufig hängt sie jedoch mit dem Verteilungsmuster von Habitatinseln zusammen. Die Größe dieser Habitatinseln ist an die ökologischen Ansprüche und Fähigkeiten einer Art gebunden. Während für einen Fichtenborkenkäfer eine Fichte bereits als Habitatinsel fungieren kann, benötigt ein Habicht einen wesentlich größeren, aus zahlreichen Habitatinseln anderer Arten mosaikartig zusammengesetzten Raum. Die grundsätzliche Voraussetzung für die Erklärung eines Areals ist seine genaue räumliche Beschreibung. Es genügt nicht, den europäischen Teil eines holarktischen Areals zu kennen, wenn man eine verbindliche chorologische Aussage treffen will.

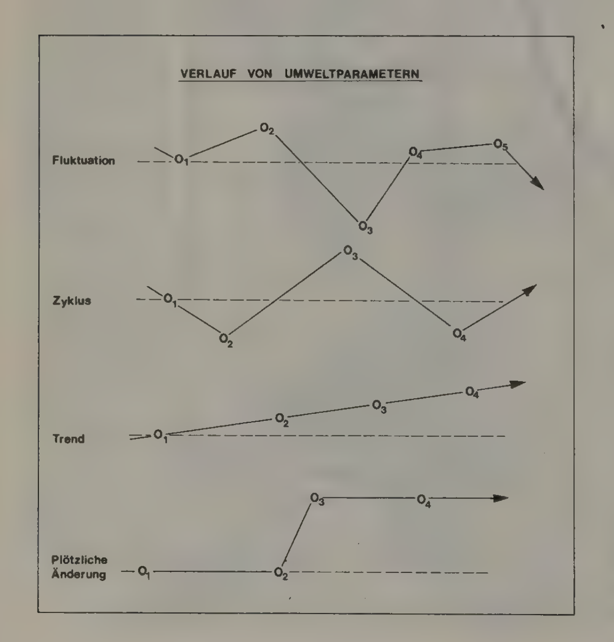


Abb. 10
Theoretischer Verlauf von Umweltparametern, an die Populationen durch die Dynamik ihrer Arealstruktur angepaßt sein können

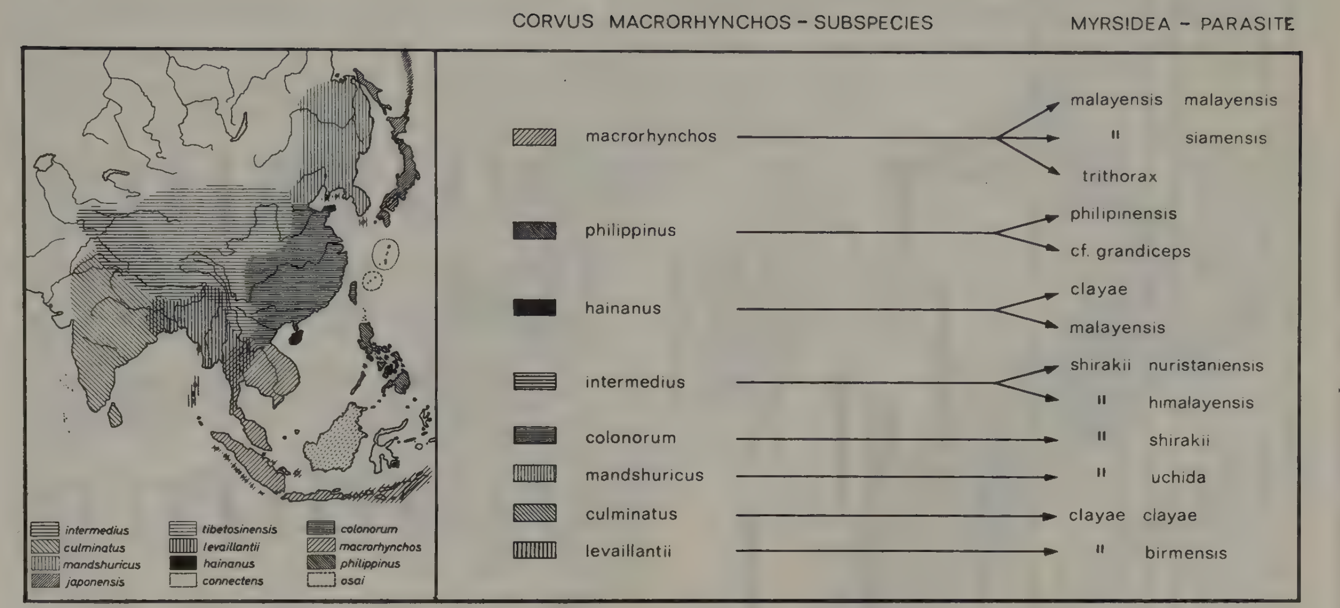


Abb. 11 Struktur und Dynamik von Parasitenarealen werden vom jeweiligen Wirt geprägt. Die ökologische Bindung zwischen beiden führt wie im Falle der Krähenart *Corvus macrorhynchos* und seiner Parasiten (*Myrsidea*) zu Parallelentwicklungen. Die Rassengliederung des Wirtes läßt sich auch bei seinen Parasiten zeigen (nach KLOCKENHOFF 1969, aus MÜLLER 1974)

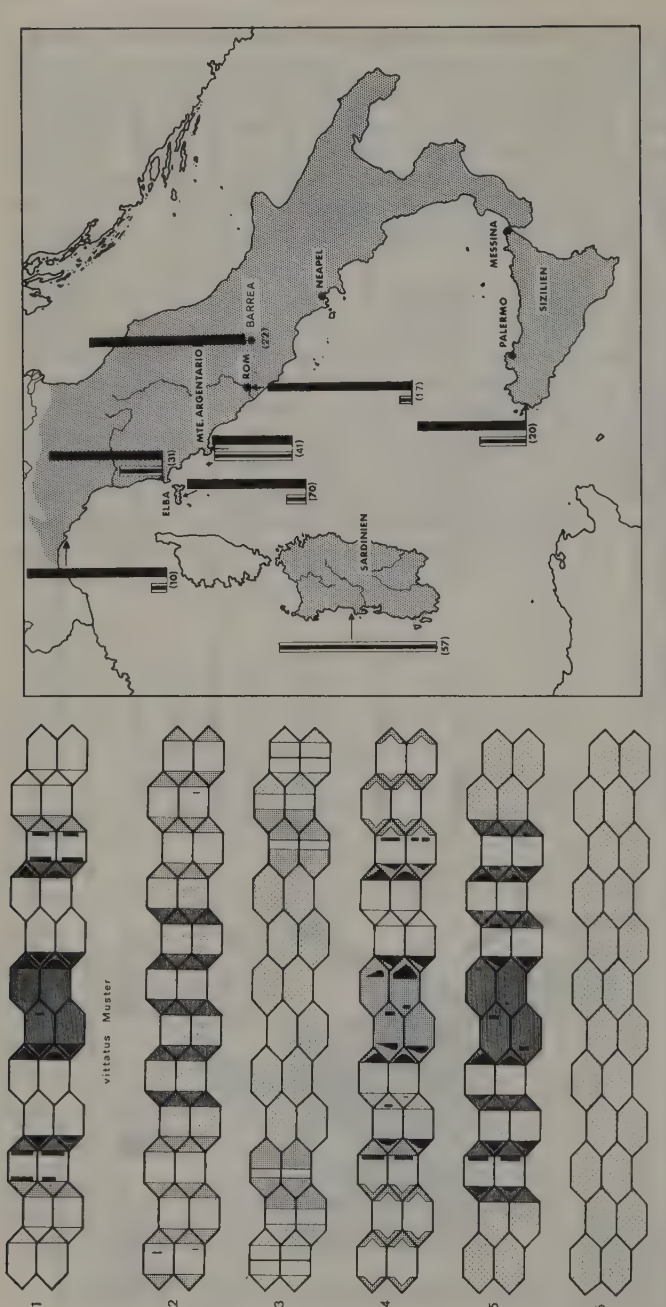


Abb. 12 Verteilung genetisch determinierter Farbmuster (links) als Strukturmerkmal des Areals der Erzschleiche *Chalcides chalcides.* Durch Säulen wurde der jeweilige Anteil (in %) des in Sardinien rein vorkommenden *vittatus*-Farbmuster (Nr. 1) dargestellt (aus MÜLLER 1974)

Soweit möglich, sollte jede chorologische Erfassung eines Areals seine Strukturmerkmale mit aufnehmen. Dazu gehören naturgemäß sub- und semispezifische Arealuntergliederungen. Spezies sind Gruppen von Populationen, die sich aus untereinander fruchtbaren Individuen zusammensetzen und größtmögliche potentielle Fortpflanzungsgemeinschaften darstellen, die gegenüber anderen Fortpflanzungsgemeinschaften reproduktiv isoliert sind und deshalb mit diesen sympatrisch (= im gleichen Gebiet) verbreitet sein können, ohne ihre Identität zu verlieren. Im Gegensatz zu monotypischen Spezies besitzen polytypische ein Areal, das sich aus mindestens zwei allopatrischen Subspeziesarealen zusammensetzt. Subspezies (= geographische Rassen) sind geographisch auf ein bestimmtes Gebiet beschränkte

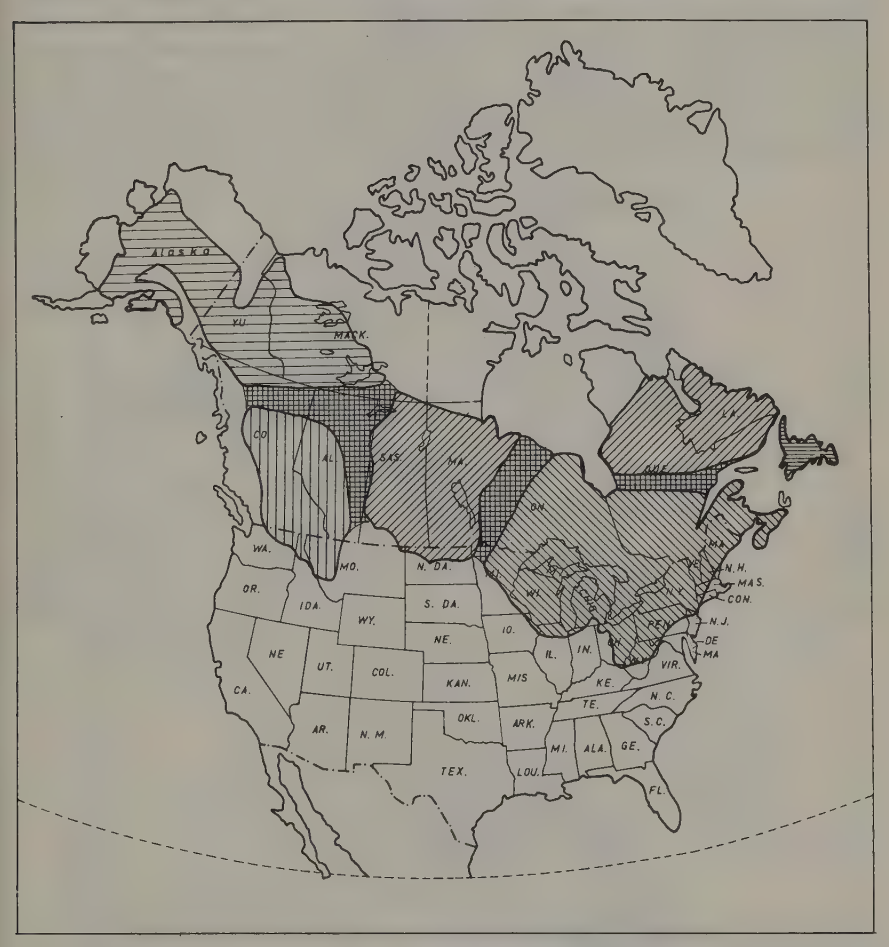


Abb. 13 Allopatrische Verbreitung der sechs Rassen des nordamerikanischen Marder *Martes americana* (nach DILLON 1961). Durch enge Kreuzschraffur wurden Hybridisierungszonen verdeutlicht

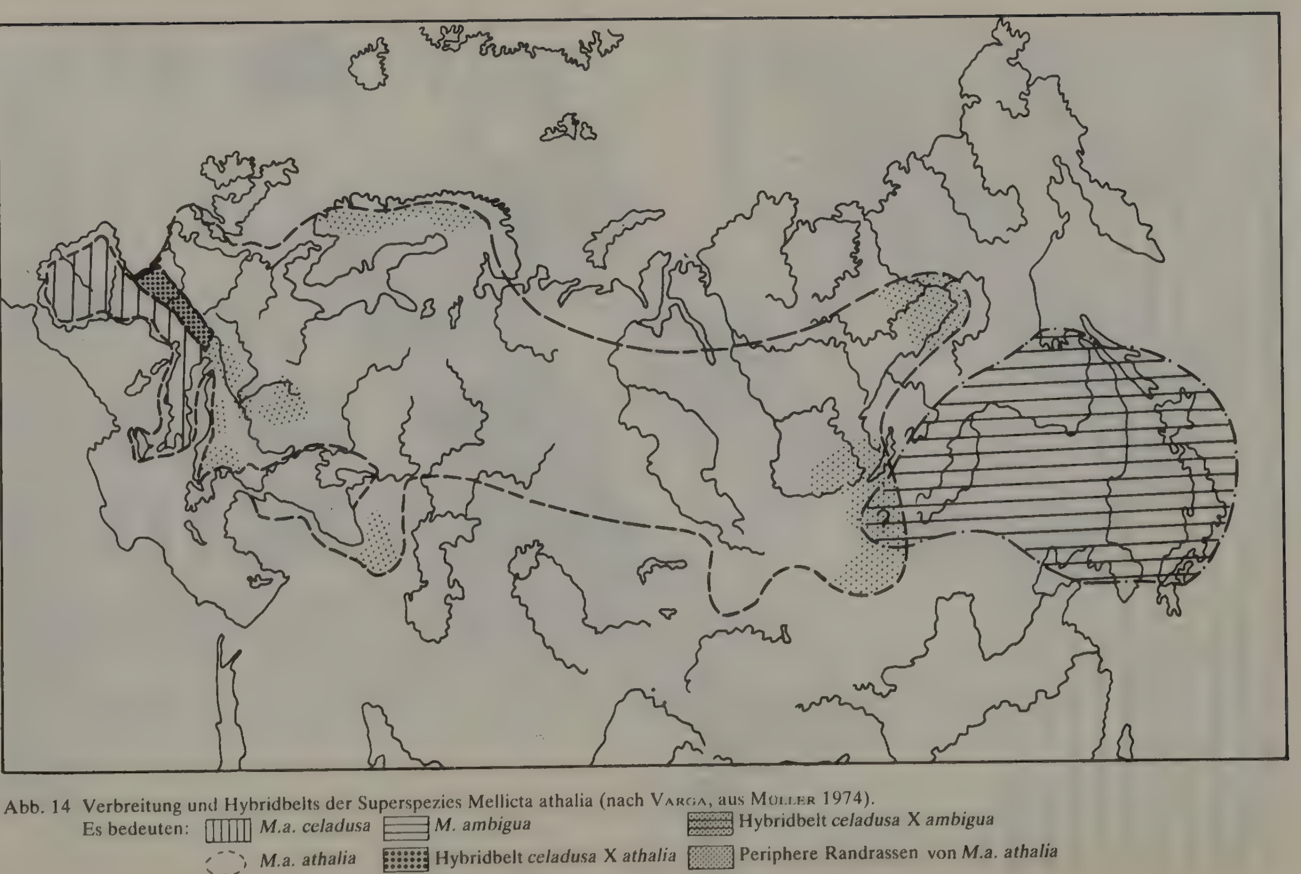


Abb. 14 Verbreitung und Hybridbelts der Superspezies Mellicta athalia (nach Varga, aus Müller 1974).
Es bedeuten: *M.a. celadusa* *M. ambigua* Hybridbelt *celadusa* X *ambigua*
M.a. athalia Hybridbelt *celadusa* X *athalia* Periphere Randrassen von *M.a. athalia*

Populationen einer polytypischen Spezies, die sich von weiteren allopatrisch (= sich gegenseitig ausschließenden) verbreiteten Populationen der gleichen Spezies in 70 % eines kennzeichnenden Merkmals unterscheiden. Da Subspezies im Gegensatz zu Spezies im allgemeinen untereinander fertil kreuzbar sind, kommt es durch den Kontakt von Subspeziesarealen häufig zu Bastardierungszonen.

Aus evolutionsgenetischen Gründen müssen subspezifische Populationen allopatrisch verbreitet sein, um ihre Identität zu wahren. Manche Arten, die morphologisch oder ökologisch ähnlich sind, können ebenfalls allopatrische Verbreitungsbilder besitzen. So kommt zum Beispiel der Nager *Peromyscus boylii* von Honduras bis in die nordamerikanischen Staaten Utah und Oregon in 15 verschiedenen Rassen vor, und allopatrische Verbreitungstypen ließen keinen Zweifel an der subspezifischen Gliederung der in den USA und Mexiko vorkommenden Populationen aufkommen. Untersuchungen von SCHMIDLY (1973) und cytologische Befunde sprechen jedoch dafür, daß die als Rasse von *boylii* angesprochene *attwateri* „Subspezies" eine eigene Art darstellt. Hybridpopulationen zwischen *attwateri* und der benachbarten *Peromyscus boylii rowleyi* wurden nicht im Freiland

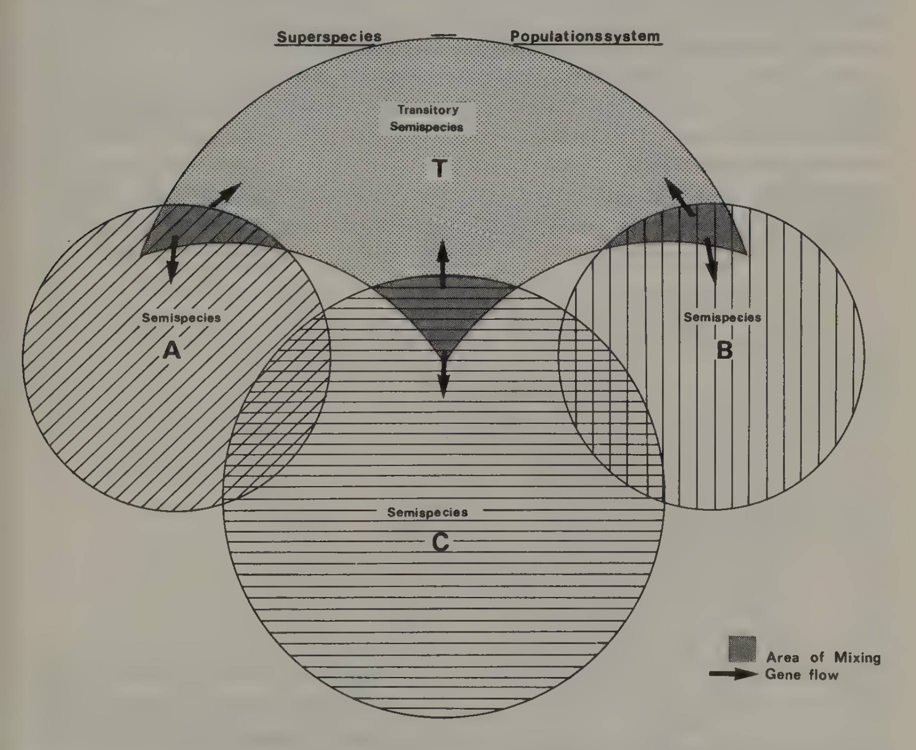


Abb. 15 Superspezies-Populationssystem. Die Semispezies A, B und C hybridisieren in ihren sympatrischen Arealteilen nicht mehr. Durch die Transitorische Semispezies T wird der Genfluß zwischen A, B und C dennoch aufrechterhalten (nach SPERLICH 1973)

gefunden. Subspeziation kann das Ergebnis unterschiedlicher ökologischer Raumbedingungen in verschiedenen Erdgegenden, von räumlicher Isolation (vgl. Ausbreitungszentren) oder häufig auch von beiden Faktoren sein. Bei lang anhaltender Isolationsphase kann die Subspeziation zur Speziation führen, weshalb Subspezies als Spezies in statu nascendi aufgefaßt werden können. Es muß darauf hingewiesen werden, daß es für die tiergeographische Interpretation eines Areals notwendig ist, den Differenzierungsmodus der dem Areal zugehörenden Population zu kennen.

Einen besonders interessanten Typ einer subspezifisch differenzierten Population stellen Substratrassen dar. Hierbei handelt es sich häufig um kryptisch gefärbte, subspezifisch differenzierte Populationen einer polytypischen Art, die an einen spezifischen Bodentyp gebunden ist. Die Anreicherung eines bestimmten Phänotypus an einer Erdstelle wird dabei als Ergebnis selektiver Vorgänge aufgefaßt. Die Ausbildung einer lokalen Färbung kongruent zu einem bestimmten Untergrund ist eine bei den unterschiedlichsten Tier- und Pflanzengruppen festzustellende Erscheinung (z. B. Felsenpflanzen des Genus *Lithops*, der Wüstenrenner *Eremias undata gaerdesi*, die Viperide *Cerastes cerastes*, die Elefantenspitzmaus *Elephantulus intufi namibensis*, der Nager *Gerbillus gerbillus leucanthus*).

Lewis (1949) beschrieb bei Eidechsen von Neu Mexiko Substratrassen. Benson (1933) und Baker (1960) haben sich mit den auffallenden Lavarassen einzelner Arten, Niethammer (1959) und Vaurie (1951) mit den Substratrassen von Vogelarten beschäftigt.

Allopatrisch verbreitet sind auch Semispezies, die einem Superspezies-Komplex angehören. Superspezies sind monophyletisch entstandene Gruppen von im

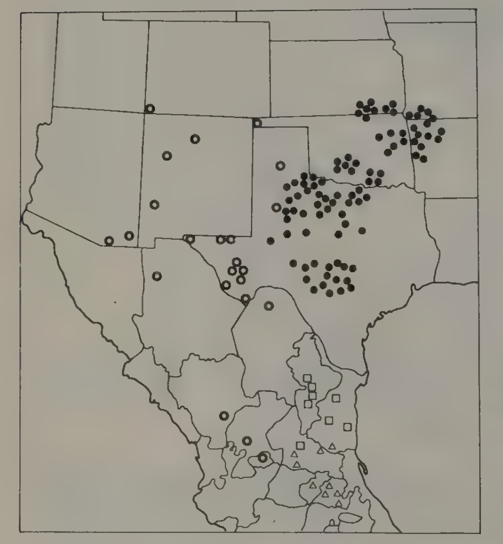


Abb. 16
Nearktische Verbreitung von *Peromyscus boylii* und *P. attwateri* (nach Schmidly 1973)

● Peromyscus attwateri
○ Peromyscus boylii rowleyi
□ Peromyscus boylii ambiguus
△ Peromyscus boylii levipes

wesentlichen allopatrisch verbreiteten Arten (Semispezies), die morphologisch zu verschieden sind und deren Fertilität zueinander häufig so stark eingeschränkt ist, daß sie nicht als eine einzige Spezies aufgefaßt werden können. Finden wir auf dem Ostufer eines Flusses eine Subspezies A und auf seinem Westufer eine Subspezies B, so kann mit hoher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß der Fluß an dieser Stelle die Arealgrenze der Subspezies A und B darstellt. Bei Arten, die nebeneinander im gleichen Gebiet vorkommen können, ist die Sicherheit dieser Aussage wesentlich schwieriger zu erbringen.

3.2 Erfassung der Arealstruktur

Die Forderung nach gesicherten Arealgrenzen ist selbst in so gut bearbeiteten Gebieten wie Europa und Nordamerika bisher nur für die Wirbeltiere und höheren Blütenpflanzen annähernd erfüllt. Die Ursache hierfür liegt im großen Artenreichtum und in der Vagilität der Invertebraten und der „Individuenarmut" ihrer Bearbeiter. Während wir für die Vogelarten exakte Bestandsangaben und Populationsschwankungen weltweit machen können (z. B. 452 Arten in Europa; 2926 Arten in Südamerika) und die europäischen Reptilien (108 Arten) und Amphibien (45 Arten) sowohl systematisch als auch chorologisch gut bearbeitet sind, verdeutlichen Verbreitungsangaben bei zahlreichen Invertebratengruppen lediglich den Aktionsradius des jeweiligen Bearbeiters. Zweifellos bilden die Lepidopteren hier eine Ausnahme. Untersucht man jedoch kritisch die Arealkarten der etwa 380 europäischen Tagfalterarten (u..a. Higgins und Riley 1970), so wird man unschwer feststellen können, daß in manchen Fällen die Auswahl des Kartierungsmaßstabes die einzige Möglichkeit ist, um unsere Kenntnislücken zu

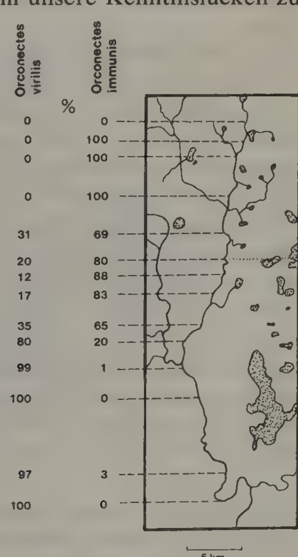


Abb. 17
Die Arealgrenzen der Krebse *Orconectes virilis* und *immunis* sind durch interspezifische Konkurrenz bedingt. Die Abb. stellt die relative Häufigkeit des Auftretens der konkurrierenden Arten *O. virilis* und *O. immunis* im Little Sioux River in Minnesota und Iowa dar (nach Bovbjerg 1969)

„füllen". Wenden wir uns anderen Invertebratengruppen zu, etwa den Trematoden, Cestoden, Nemertini oder Acanthocephalen, dann wird deutlich, daß die chorologische Erfassung aller Invertebraten nur über ein adäquates Organisationssystem zu leisten ist.

Diesen unverkennbaren Schwierigkeiten steht eine zwingende Notwendigkeit zur Erfassung gegenüber. Diese besitzt durch die weltweite anthropogene Veränderung und Belastung der Ökosysteme und einzelner Tierarten einerseits einen überwiegend negativen Aspekt – andererseits erlangt sie durch die Tatsache, daß lebende Organismen bei Kenntnis ihrer ökologischen Valenz als Raumqualitätsindikatoren verwandt werden können, in Zukunft wachsende Bedeutung.

Verbreitungsgrenzen können, wenn sie nicht durch natürliche Verbreitungsschranken (Wasser, Gebirge, konkurrierende Arten u.a.) befestigt werden, bei Spezies und Subspeziesarealen nur mit unterschiedlich hoher Wahrscheinlichkeit angegeben werden. Die ökologischen Herausforderungen, denen Populationen an ihren Arealgrenzen gegenüberstehen, ergeben zusammen mit einer endogenen Populationsdynamik Arealgrenzfluktuationen. Darstellung der Verbreitungstatsachen heißt damit aber Darstellung der Standorte und Umwelten, in denen Organismen in bestimmten Ländern oder in bzw. auf anderen Organismen (z.B. bei Parasiten) leben. Damit stellt sich die Frage nach den chorologischen Erfassungsmethoden. Die Erfassung artenreicher Tiergruppen, die systematisch und chorologisch bearbeitet werden sollen, bereitet Schwierigkeiten, die korreliert zur Erfassungsmethode sowie der Qualität und Quantität der Mitarbeiter verlaufen. Der Geschwindigkeit von Arealveränderungen muß ein analoges Organisationssystem gegenüberstehen, das wegen des zu erwartenden Arbeitsaufwandes so generalisierbar sein muß, daß es nicht allein für eine einzige Fragestellung verwandt werden kann.

Udvardy (1969) hat eine Zusammenstellung verschiedener Arealkartierungsmethoden gegeben. Dabei versteht es sich von selbst, daß sich nach der angestrebten Aussagekraft die Verwendung bestimmter Kartentypen richtet. Wir sollten uns jedoch bewußt sein, daß zum Beispiel eine Arealgrenzkarte, so exakt sie auch immer „gezogen" sein mag, einen Sachverhalt vortäuscht, der in der Realität oft nur kurzzeitig existiert. Jede Arealkarte, die über eine punktuelle Erfassung eines Vorkommens einer Art zu einer bestimmten Zeit an einem bestimmten Ort hinausgeht, impliziert deshalb eine Intention des jeweiligen Bearbeiters. Ohne die Bedeutung solcher Karten, die wir ja alle verwenden, in Frage stellen zu wollen, sollte man sich ihrer Probleme bewußt sein. Sie erfüllen nicht die Forderung nach Generalisierbarkeit, besitzen fast unendliche Fundortmöglichkeiten und können meist nur für spezielle Fragen verwandt werden. Daraus folgt, daß jeder Arealkarte als Bezugsgröße ein reproduzierbarer Fundortkataster zugrunde liegen muß, wobei sich durch Koordinaten oder Raster definierte Fundorte am besten eignen. Über die Vor- und Nachteile beider Verfahren wurde hinlänglich diskutiert, ohne daß erkannt wurde, daß beide keinen Widerspruch, sondern eine Ergänzung darstellen. Rasterkartierung mit definierten Fundpunkten bietet einen guten Weg zu einer Erfassung und regelmäßigen Kontrolle. Diese Kartierung wird bereits seit langem bei zoogeographischen Karten verwandt und findet auch bei der Erstellung

von Emissions- und Immissionskatastern generelle Verwendung. Die Erstellung eines Fundortkatasters erfordert eine umfangreiche Archivierungsarbeit. Da seine Informationsdichte sehr groß sein muß und seine Informationen zeitlich gestaffelt sein sollen, ergibt sich eine computermäßige Registrierung.



Abb. 18 Fundortkataster der Bundesrepublik Deutschland, der der Arealpunktkarte von *Vipera berus* (Abb. 19) zugrunde liegt

Diese Forderungen werden z.B. vom „European Invertebrate Survey" (HEATH 1971, LECLERCQ 1967, MÜLLER 1972) hinreichend erfüllt. Das Projekt stellt die tiergeographische Ergänzung zur Flora Europaea (u.a. PERRING 1963, 1965) dar.

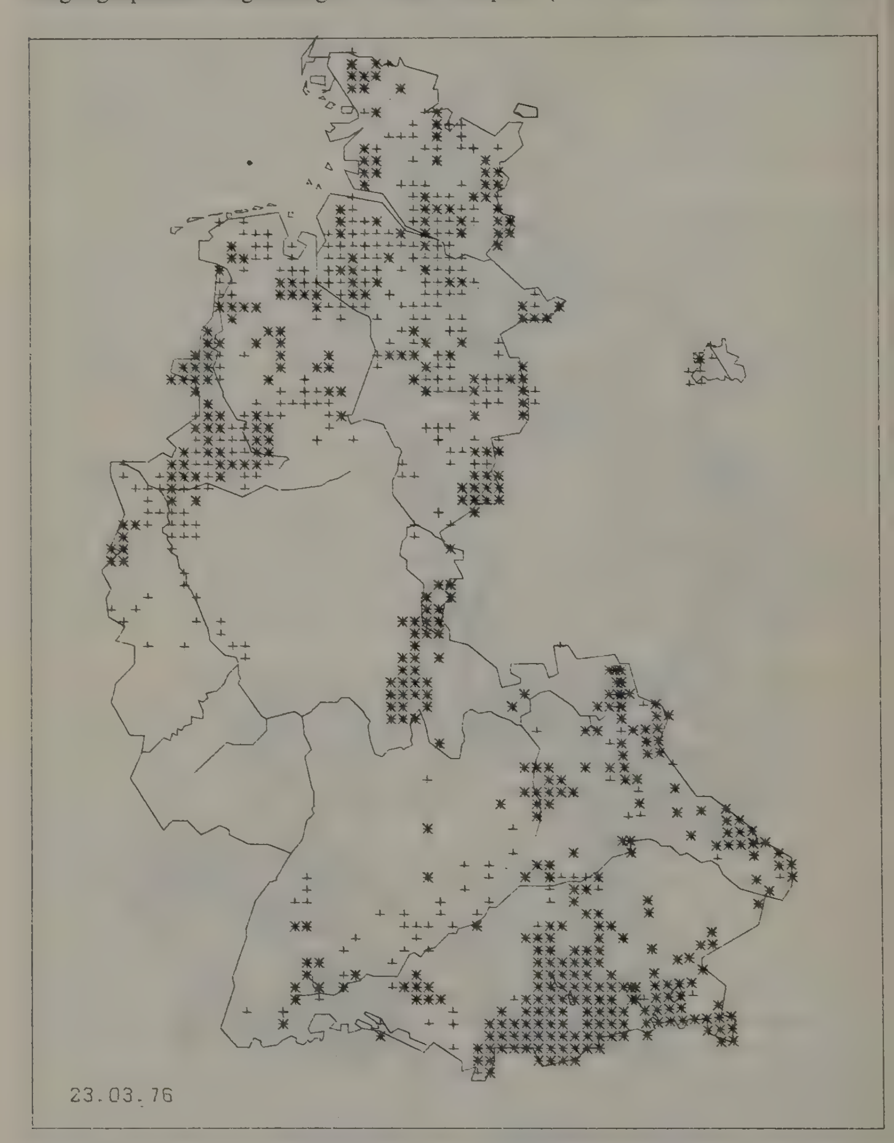


Abb. 19 Verbreitung der Kreuzotter (*Vipera berus*) in der Bundesrepublik Deutschland. Durch das Hinzuziehen des Fundortkatasters kann die Aussagefähigkeit des „Areals" rasch erkannt werden

Die großen Vorteile dieses Erfassungsprojektes lassen sich durch eine Fülle von Fakten belegen. Die computermäßige Bearbeitung ist dabei sicherlich von besonderer Bedeutung. Wichtig ist darüber hinaus, daß sich der Bearbeitungsstand eines bestimmten Raumes schnell erkennen läßt und „Lücken" gezielt aufgesucht werden können. In regelmäßigen Abständen können die Raster untersucht werden. Populationsschwankungen lassen sich gezielter und planmäßiger erkennen. Da jeder Grid-Reference ein exakt lokalisierbarer Fundort auf einer EDV-Standardkarteikarte zugrunde liegt, entfällt das Argument, daß die Rasterkartierung zu ungenau wäre. Jede Erfassung hängt nicht nur vom Organisationsaufbau und seinen Finanzierungsgrundlagen, sondern ebenso von den beteiligten Spezialisten und deren Möglichkeiten ab.

3.3 Arealgröße und -form

Die Arealgröße kann bei den einzelnen Tiergruppen und -arten sehr unterschiedlich sein. Sie ist von der ökologischen Valenz, den Fortbewegungsmöglichkeiten, der Ausbreitungsgeschichte und der geographischen Lage des Entstehungsgebietes eines Taxons abhängig. Eine allgemeine Beziehung zwischen der Arealgröße und dem entwicklungsgeschichtlichen Alter einer Art besteht dagegen nur in den seltensten Fällen (Age- and Area-Regel = WILLISsche Regel). Viele Arten und Gattungen, die in allen Erdteilen vorkommen (= Kosmopoliten), jedoch ein sehr unterschiedliches phylogenetisches Alter besitzen, zeigen, daß ein solcher Zusammenhang nicht besteht. Kosmopoliten sind aufgrund ihrer ökologischen Valenz, Fortbewegungsmöglichkeit oder ihrer engen Bindung zum Menschen (Haustiere, Parasiten, leicht verschleppbare Arten u. a.) an kein tiergeographisches Reich gebunden.

Gleichermaßen sowohl im Meer, in den Binnengewässern und auf dem Lande vorkommende Arten gibt es jedoch nicht. Beispiele für Kosmopoliten sind die Schleiereule (*Tyto alba*), der Fischadler (*Pandion haliaetus*), der Graureiher (*Ardea cinerea*), der Wanderfalke (*Falco peregrinus*), der Distelfalter (*Vanessa cardui*), der mit Ausnahme von Südamerika alle Kontinente bewohnt, die Schmetterlinge *Plutella maculipennis* und *Nonnophila noctuella*, das Bärtierchen *Macrobiotus hufelandi*, dessen Dauerstadien extremste Umweltbedingungen ertragen können, und zahlreiche Pflanzenarten (z. B. *Poa annua, Plantago major, Taraxacum officinale, Chenopodium album, Phragmites communis, Urtica dioica*). Auch unsere mitteleuropäische Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) bildet einen kosmopolitisch (mit Ausnahme von Südamerika, das sie als Zugvogel besucht) verbreiteten Superspezieskomplex. Obwohl Kosmopoliten weltweit verbreitet sind, besitzen sie doch besondere Standortansprüche. Das unterscheidet sie von den Ubiquisten, überall vorkommenden Arten, die keine besonderen Standortansprüche besitzen und noch unter ungünstigen Bedingungen lebens- und fortpflanzungsfähig sind. Hierzu gehören vermutlich zahlreiche Bakterien und Algen.

Im Gegensatz zu Kosmopoliten und Ubiquisten stehen Arten und Populationen, die gegenwärtig nur noch an einer kleinen Erdstelle vorkommen (= Relikte). Relikte

sind Organismen mit ehemals weiterer Verbreitung, die im Verlauf einer durch den Wechsel der Umweltbedingungen verursachten Arealverkleinerung, -zersplitterung oder -verlagerung nur an besonders begünstigten Stellen überleben konnten. Relikte können unterschiedliches Alter besitzen (Tertiär, Pleistozän, Holozän u.a.).



Abb. 20 Reliktvorkommen thermophiler Geometriden in den Sandheide-Gebieten des nordwestlichen Mitteleuropas. Es bedeuten:
punktiert = Reliktareal von *Ortholitha coarctaria*, kreuzschraffiert = Reliktareal von *Synopsia sociaria*. Die Arealgrenzlinien (unten) stellen die Nordgrenzen der Hauptpopulation dar (nach De Lattin 1967)

Tertiärrelikte sind Taxa, die zumindest seit dem Pliozän im wesentlichen unverändert bis in die Gegenwart an einem begünstigten Standort (Refugium) überdauerten. Der Begriff Tertiärrelikt kann nur in den Fällen Verwendung finden, wo nachweislich in phylogenetischer (Merkmalskonstanz) und biogeographischer (Standortkonstanz) Beziehung der praeglaziale Reliktcharakter einer Population gesichert ist. Das trifft vor allem für solche Biotope zu, die von den pleistozänen Klimaschwankungen weniger stark beeinflußt wurden (alte Seen, Grundgewässer, Thermalquellen, Höhlen), und für Tier- und Pflanzenarten mit geringer Evolutionsgeschwindigkeit (vgl. u. a. Povolny 1971, 1972).

Glazialrelikte sind Tier- und Pflanzenarten, die an ihrem rezenten Standort, als Überreste von stenothermen und an kältere Klimate adaptierten Biota, mindestens seit dem Würmglazial existieren. Beispiele hierfür sollen unter den mitteleuropäischen Tieren der im Rhithron der Mittelgebirgsflüsse lebende und zur Quellfauna gehörende Strudelwurm *Planaria alpina*, die Höhlentiere *Onychiurus sibiricus* (Apterygota), *Pseudosinella alba* (Apterygota) und *Choleva septemtrionis holsatica* (Coleoptera) und unter den Pflanzen der Alpenbärlapp (*Lycopodium alpinum*) und die Zwergbirke (*Betula nana*) auf dem Brocken sein. Einige an die baumfreie, alpine Hochgebirgsregion adaptierte Invertebratenarten (z. B. Laufkäferarten des Genus *Trechus*) konnten das Würmglazial in eisfrei gebliebenen Bergsystemen (sog. massifs de refuge) oder auf einzelnen, das Gletschereis überragenden Berggipfeln (= Nunatakker) überdauern (Holdhaus 1954). Die neueren Ergebnisse der Glazialforschungen in Skandinavien über den Verlauf und die zeitliche Dauer des Würmglazials lassen Zweifel an der Existenz von echten Glazialrelikten in diesem Raum aufkommen, und die Frage von würmeiszeitlichen Kleinstrefugien in Skandinavien muß neu überdacht werden. Lindroth (1969) konnte zeigen, daß einige früher für Glazialrelikte gehaltene Carabiden nur die Jüngere Dryas-Periode oder bestenfalls Würm II (das von Würm I durch ein Interstadial getrennt ist) überlebten und damit in strengstem Sinne keine Glazialrelikte sind. Dagegen konnten in isolierten Seen der nördlichen Holarktis Glazialrelikte bis zur Gegenwart überdauern (Segerstrale 1966). Unter den Crustaceen sind das die Arten *Mysis relicta, Mesidotea entomon, Gammaracanthus lacustris, Pontoporeia affinis, Pallasea quadrispinosa* und *Limnocalanus macrurusgrimaldii*. Diese Baltikumtiere stellen eine reliktäre Binnengewässerfauna der nördlichen Holarktis dar, deren nächstverwandte Populationen im Meer leben oder sich von marinen Gruppen ableiten.

Populationen der Baltikumtiere finden sich in der Ostsee und in zahlreichen skandinavischen, englischen, finnischen, nordrussischen, sibirischen und nordamerikanischen Binnenseen. Die fennoskandinavischen Populationen standen im Postglazial mit der Ostsee in direkter Verbindung und wurden durch ein Rückweichen der Ostsee erst isoliert. Diese Auffassung wurde erstmals von Ekman (1940) vertreten und erhielt deshalb den Namen Ekmansche Theorie. Danach sind die limnischen und baltischen Vorkommen der Baltikumstiere Reliktpopulationen, die ursprünglich ein arktisch-marines Areal bewohnten und während oder kurz vor der kühlen Yoldia-Periode über eine Meeresverbindung vom Weißen Meer über den Onega- und Ladoga-See zum Yoldia-Meer einwanderten, wo sie mit dem

wechselnden Wasserstand in die verschiedenen fennoskandinavischen Seen gelangten und nach Absenkung des Wasserspiegels als Relikte erhalten blieben. Von SEGERSTRALE (1957, 1962) wurde die EKMANsche Theorie weiterentwickelt.

Im Gegensatz zu den Glazialrelikten sind die Xerothermrelikte im allgemeinen wesentlich jünger. Xerothermrelikte sind thermophile Populationen mit ehemals weiterer Verbreitung, die im Verlauf einer durch klimatische Verschlechterung verursachten Arealverkleinerung, -zersplitterung oder -verlagerung auf klimatisch besonders begünstigten „Wärmeinseln“ überleben konnten.

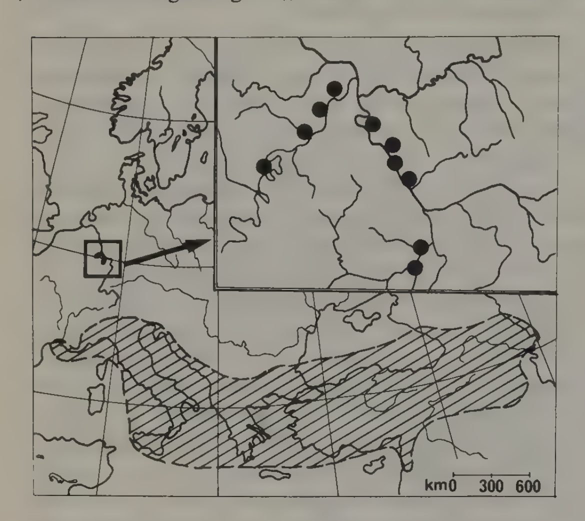


Abb. 21
Reliktpopulation von *Ammoconia senex* im Mosel-Rhein-Gebiet. Die reliktäre Population ist subspezifisch differenziert (*mediorhenana*) Grobschraffur = Hauptareal der Arten

Besonders gut untersucht sind sie im Mosel- und Mittelrheingebiet. Ihre rezenten Standorte erreichten die Xerothermrelikte des Moselraumes während des Klima-Optimums (5000–1000 v.Chr.) vermutlich über den Mosel- und Rheingraben (MÜLLER 1971), die als Wanderwege dienten. In der nachfolgenden Buchen-Zeit, die mit einer Temperaturerniedrigung und einer Expansion der Buche eingeleitet wird, werden die postglazialen Einwanderungswege zerrissen und die Mosel- und Mittelrheinpopulationen von ihren Ursprungspopulationen im mediterranen Raum getrennt. Die kurze Isolationsphase (etwa 3000 Jahre) führte in vielen Fällen innerhalb der isolierten Populationen zur Ausbildung gut diagnostizierbarer Subspezies. So kommt z. B. der Apollo *Parnassius apollo* in Winningen an der Mosel in einer für das Gebiet endemischen Subspezies vor (*Parnassius apollo vinningensis*). Diese Befunde lassen sich jedoch nicht für alle Tiergruppen gleichermaßen bestätigen. So konnte NAGEL (1975) zeigen, daß die Coleopteren xerothermer Standorte im Saar-Mosel-Raum keine sub- oder semispezifischen Differenzierungen besitzen (vgl. hierzu auch BECKER 1972).

Für die Tiergeographie sind Verbreitungsgebiete bedeutungsvoll, die in mehrere Teilareale zerfallen (= disjunkte Areale). Die disjunkt verbreiteten Populationen fehlen in dem die Einzelareale trennenden Zwischengebiet aus

ökologischen und (oder) historischen Gründen. Eine Trennung ursprünglich einheitlicher Populationen ist eine wesentliche Voraussetzung für geographische Artbildung. Es existieren sehr unterschiedliche Arealdisjunktionstypen. Ein besonders auffallender disjunkter Verbreitungstyp ist der bipolare. Taxa mit bipolaren Arealen fehlen in den Tropen und existieren nur in den höheren Breiten der Nord- und Südhemisphäre.

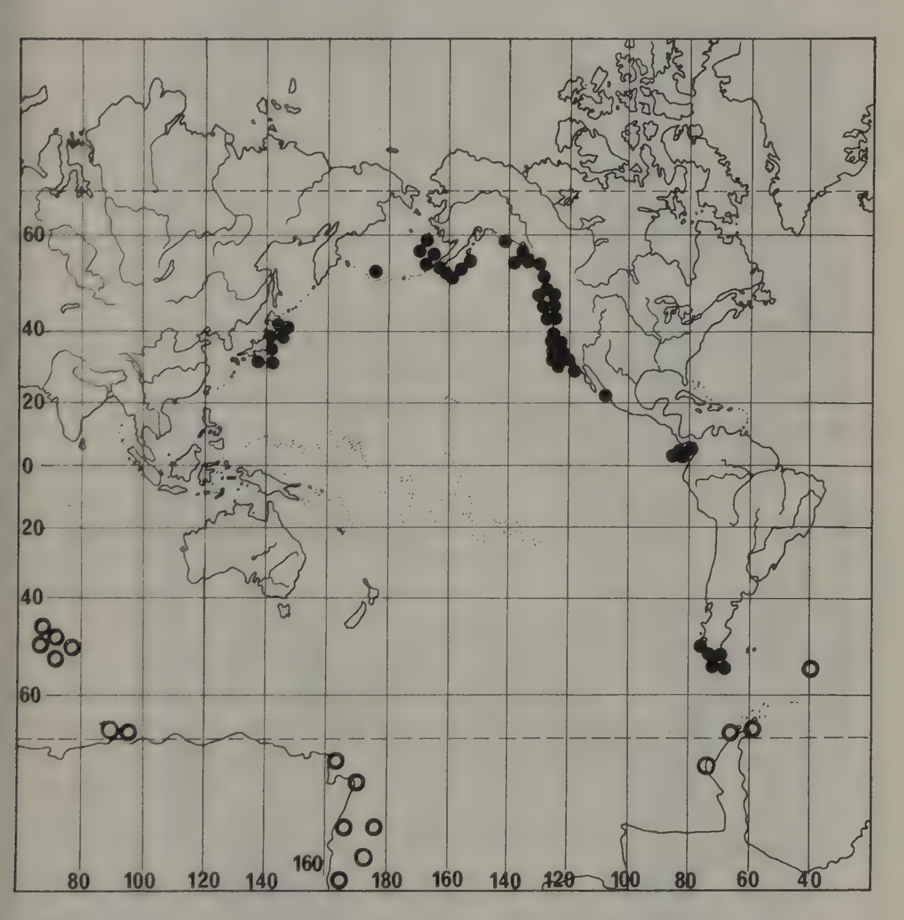


Abb. 22 Bipolare Verbreitung der Haarsterngattung *Promachocrinus* (nach Ekman 1935)
Es bedeuten:
Offene Kreise = Vorkommen der Subgenera *Promachocrinus, Solanometra* und *Anthometra*, schwarze Punkte = Subgenus *Florometra*



Abb. 23 Bipolare Verbreitung der Fischfamilie Petromyzonidae (nach Sterba 1962; aus Müller 1974)

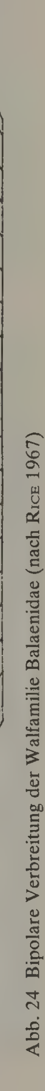


Abb. 24 Bipolare Verbreitung der Walfamilie Balaenidae (nach Rice 1967)

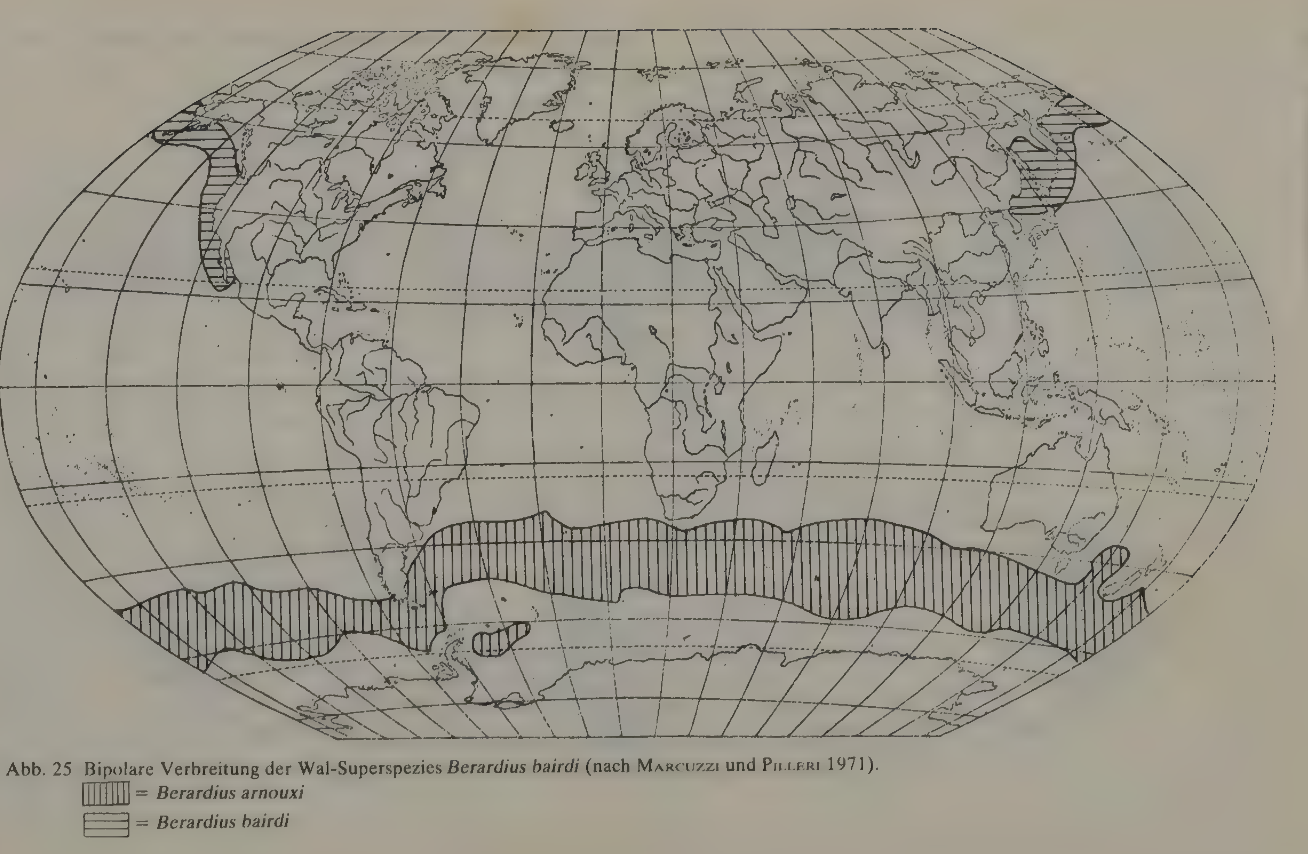


Abb. 25 Bipolare Verbreitung der Wal-Superspezies *Berardius bairdi* (nach Marcuzzi und Pilleri 1971).
= *Berardius arnouxi*
= *Berardius bairdi*

Viola, Papaver, Empetrum und die Fagaceae gehören bei den Pflanzen neben weiteren 60 Genera diesem Verbreitungstyp an. Bei der pelagialen und benthalen Fauna des Meeres tritt ein ähnlicher Verbreitungstyp auf, doch hat sich gezeigt, daß einige bipolare Verbreitungsbilder durch Äquatorsubmergenz zustande gekommen sind. Äquatorsubmergenz ist eine vertikale Arealverschiebung kälteliebender Meerestiere im Bereich der Tropen, wo die in den höheren Breiten der Nord- und Südhalbkugel bevorzugten Oberflächenwasser gemieden werden und in tieferen und kühleren Wasserschichten der Äquator unterwandert wird. Der Copepode *Rhincalanus nasutus* bewohnt das atlantische Oberflächenwasser nördlich 40° N und südlich 30° S. Zwischen 10° N und 10° S tritt er nur unterhalb von 1000 m auf. Als gut gesicherte Beispiele für bipolare Disjunktionen können die Artareale von *Priapulus caudatus* (Priapulida), *Retusa truncatula, Puncturella noachina, Limocina helicina* (Gastropoda), *Rossia glaucopis, Ommatostrephes sagittatus* (Cephalopoda), *Didemnum albidum, Botryllus schlosseri* (Tunicata) und *Lamna cornubica* (Haiart) gelten. Bipolar verbreitete Genera sind u.a. die Tintenfische des Genus *Bathypolypus* und die Haarstern-Gattung *Promachocrinus*. *Sardina* (s.l.) wurde bisher immer als bipolares Gattungsareal behandelt. Es hat sich jedoch gezeigt, daß sowohl *Sardinella aurita* als auch *Sardinella melanura* und *Sardinops sagax* den Äquator überqueren (Culley 1971).

Während sich einzelne Erdgegenden durch eine ausgesprochene Armut an Verbreitungsgebieten auszeichnen, besitzen andere eine große Arealdiversität. Hierunter verstehen wir eine raumspezifische Mannigfaltigkeit von Arealtypen und Arealzentren. Diese Mannigfaltigkeitszentren können sowohl von historisch-biogeographischen (u.a. Entwicklungsgeschichte einer Organismengruppe, Häufigkeit von Separations-Ereignissen in der Vergangenheit, Überlebensrate) als auch von rezent-ökologischen Faktoren (u.a. orographische Gliederung eines Raumes, Klima, Konkurrenten) abhängig sein. Südamerika besitzt z.B. eine wesentlich größere Arealdiversität als Australien.

3.4 Arealdynamik

Jede Arealerfassung muß auch alle zeitlichen Schwankungen eines Verbreitungsgebietes, wie u.a. Arealexpansionen und -regressionen, Tierwanderungen und Tierverschleppungen, mit berücksichtigen.

Rezente Arealexpansionen sind von einer großen Zahl von Tierarten bekannt (u.a. Girlitz, Hausrotschwanz, Türkentaube in Europa; zahlreiche Campo-Arten in Südamerika; vgl. Müller 1970) und besitzen sehr unterschiedliche Ursachen. Populationsstruktur, Dispersion, Dispersal und Ökologie sind von vorrangiger Bedeutung. Dispersion ist der Zustand der Verteilung der Individuen im Raum, Dispersal dagegen eine bestimmte Art der Ortsbewegungen, welche zur Dispersion führen. Die Ausbreitungsfähigkeit durch Dispersal kann einwandfrei studiert werden als die Zeit, welche vergeht, ehe neu geschaffene Gebiete besiedelt

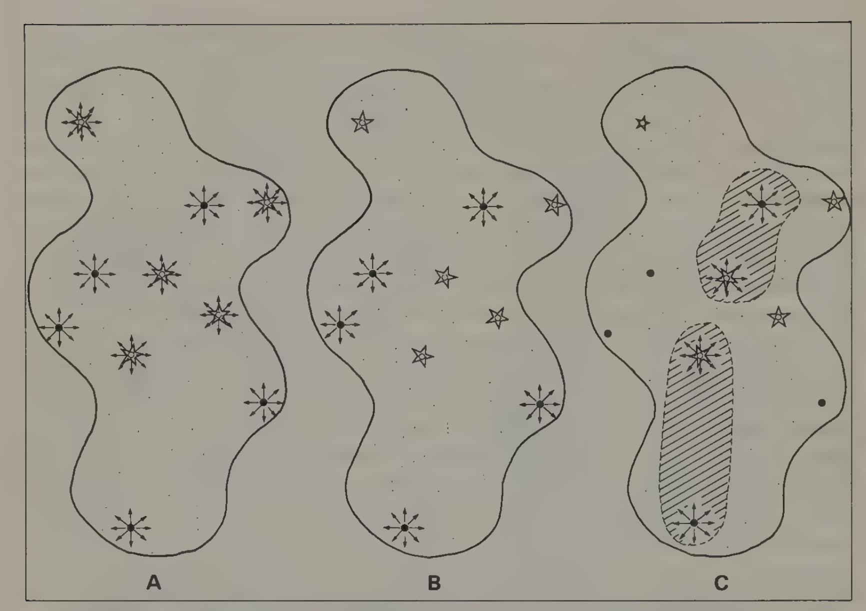


Abb. 26 Theoretische Gründe für die Ausbreitung einer Population mit einem spezifischen Verteilungsmuster. In A besitzen alle Individuen (schwarze Kreise und Sterne) unabhängig von Umweltfaktoren gleiche (endogene) Ausbreitungstendenz, in B nur die durch schwarze Kreise repräsentierten. In C besitzen beide Gruppen nur Ausbreitungstendenz, wenn bestimmte ökologische Voraussetzungen (gegeben z. B. im schraffierten Raum) vorhanden sind (exogene Faktoren).

werden. Weil im allgemeinen Dispersal aber auch ein wichtiger Mortalitätsfaktor ist, kann man erwarten, daß die Verbreitungsmittel einer Art und die Dispersionsfrequenz von Individuen so sein werden, daß die Dispersionsmortalität minimalisiert wird unter Beibehaltung einer genügend großen Wahrscheinlichkeit von Populationsgründungen, um die Frequenz, womit Populationen aussterben, kompensieren zu können (den Boer 1973).

3.4.1 Tierwanderungen

Tierwanderungen sind Standortwechsel von Tierpopulationen, die sowohl ökologische als auch genetische Ursachen besitzen. Ökologisch ist dieser jahreszeitliche Ökosystem- oder Regionenwechsel nicht nur für die wandernde Art, sondern ebenso für das jeweils als Standort dienende Ökosystem von großer Bedeutung. Das im Verlauf der Wanderungen von einzelnen Arten eingesetzte Orientierungs- und Navigationsvermögen zählt zu den erstaunlichsten Leistungen lebender Organismen. Wanderungsvorgänge können sowohl durch exogene als auch durch endogene Faktoren ausgelöst werden.

Regelmäßige, senkrechte Wanderungen führen Plankton-Lebewesen aus, die häufig um Mitternacht zur Meeresoberfläche aufsteigen, um in den Morgenstunden



Abb. 27 Die in historischer Zeit erfolgte Arealexpansion des ursprünglich afrikanischen Kuhreihers, *Ardeola ibis* (enge Schraffur), führte zu einer Erweiterung seiner Verbreitung bis Neuseeland und Mittelamerika (nach Schüz und Kuhk 1970)

wieder zur Tiefe abzusinken. Der pazifische Palolowurm (*Eunice viridis*) führt Wanderungen durch, die mit den Mondphasen (Lunarperiodizität) gekoppelt sind. Der 70 cm lange floridanische Palolo (*Eunice furcata*) erscheint regelmäßig 3 Tage vor dem letzten Mondviertel zwischen dem 29. Juni und 28. Juli. Ähnliche jahreszeitlich bedingte vertikale Wanderungen sind auch von Gebirgstieren (z. B. den Weißwedelhirschen in Nordamerika; den Gemsen und Hirschen in den Alpen; andinen Kolibris) bekannt.

KÜHNELT (1960) berichtet über aktive Vertikalwanderungen von alpinen Ameisen, deren Geschlechtstiere alljährlich versuchen, in Lagen oberhalb der Zwergstrauchstufe Kolonien zu gründen, aber nur selten in besonders warmen Jahren damit Erfolg haben. Der in den Alpen vorkommende Laufkäfer *Carabus fabricii* soll zur Überwinterung Baumstrünke in tieferen Lagen aufsuchen, und die hochalpinen *Chrysochlo*-Arten sollen im Tal die kalte Jahreszeit überdauern.

Weite Wanderungen führen Savannen- (Gnus und Zebras), Steppen- (Bison) und Tundratiere (Ren) durch. Gefürchtet waren in Südafrika die Wanderzüge der „Treckbocken" (Springböcke). Zahlreiche Fischarten sind Wanderfische. Dazu gehören u. a. Hering, Thunfisch, Schellfisch und Dorsch. Aale sind katadrome Fische (EKMAN 1932), d. h. sie leben zunächst in den Binnengewässern und suchen zur Laichzeit das Meer (Sargassomeer) auf. Lachse sind dagegen anadrome Fische, die zum Laichen aus dem Meer in die Binnengewässer aufsteigen. Durch den Geruchssinn findet dabei jeder Lachs den Fluß, in dem er aus dem Ei schlüpfte. Weitere anadrome Fische sind die *Lampetra*-Arten und die australische Gattung *Lovettia*.

Mit den Wanderungen kann ein markanter Wechsel des Lebensraumes erfolgen. Robben, Pinguine und Seeschildkröten kommen zur Fortpflanzung an die Strände, während Landkrabben (*Gecarcinus, Birgus latro* u. a.) ins Meer wandern. Vom Land zu den Süßgewässern führen die Wanderungen der Amphibien. Dabei wurde strenge Standorttreue an die Laichtümpel, vor allem bei Kröten (u. a. *Bufo bufo*), festgestellt. Nordamerikanische Molche der Gattung *Taricha* finden Jahr für Jahr den Bachabschnitt, in dem sie geboren wurden.

Bereits im Altertum fanden die Wanderungen der Vögel große Beachtung. Von MOREAU (1972) wurde eine ausgezeichnete Zusammenstellung der palaearktisch-aethiopischen Zugvögel gegeben. Sicherlich gibt es Vogelwanderungen seit dem frühen Tertiär. Die Wanderwege der rezenten Zugvögel sind jedoch außerordentlich jung. „All such adaptions must be the product of evolution in something like the last 10000 years, a conclusion shattering to much current evolutionary theory."

Palaearktisch-aethiopische Zugvögel (nach MOREAU 1972)
Zahl der nach Afrika ziehenden Arten (Kleinpopulationen in Klammern)

	West-Palaearkt.	Zentr. Palaearkt.	Ost-Palaearkt.
Grasmücken	26 + (2)	20 + (1)	2
andere Passeriformes	36 + (5)	32 + (5)	6 + (1)
Greifvögel	19 + (5)	5	3
Wasservögel	35 + (28)	12 + (1)	1
Andere Nonpasseriformes	21	13	2

Sowohl beim skandinavischen Berglemming (*Lemmus lemmus*) als auch beim Waldlemming (*Myopus schisticolor*) findet ein ausgeprägter saisonaler Biotopwechsel statt, der eng zusammenhängt mit dem jahreszeitlichen Wechsel ihrer wichtigsten Futterpflanzen (Moose, Gramineen).

Vom Berglemming sind die berühmten Fernwanderungen bekannt (vgl. Tundrenbiom).

Der Monarch-Falter (*Danaus plexippus*), der sich im Frühjahr im nördlichen Nordamerika fortpflanzt, zieht im Herbst in riesigen Scharen in sein Überwinterungsgebiet am mexikanischen Golf. Bäume, die den Tieren zum Ausruhen dienen, werden mit großer Regelmäßigkeit Jahr für Jahr zum Rasten aufgesucht und stehen in verschiedenen Staaten unter Naturschutz. Im nächsten Frühjahr kehren die Tiere zur Fortpflanzung nach den USA und Kanada zurück. Ähnliche Wanderungen führen nordamerikanische Fledermäuse durch.

Meist auf mehrere Generationen verteilt sind die Wanderungen europäischer Schmetterlinge. Hierzu gehören u. a. der Distelfalter (*Vanessa cardui*), der Admiral (*Vanessa atalanta*), die Gamma-Eule (*Autographa gamma*), der Heufalter (*Colias hyale*), der Totenkopf (*Acherontia atropos*) und der Windenschwärmer (*Herse*

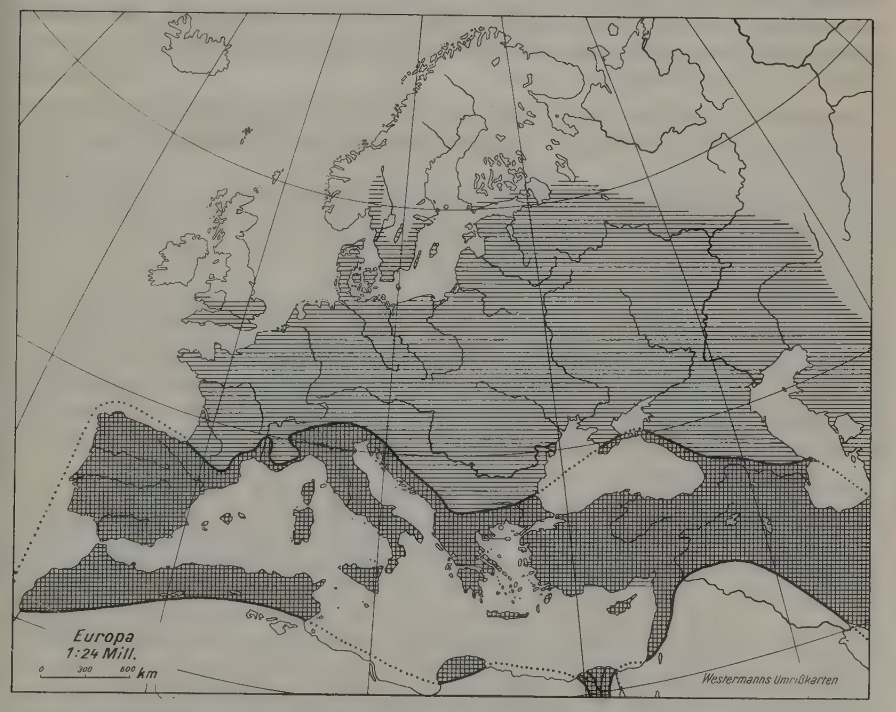


Abb. 28 Fortpflanzungsgebiet (kreuzschraffiert) und Wanderraum (querschraffiert) des Wanderfalters *Colias croceus* (nach De Lattin 1967)

convolvuli). Unregelmäßige Wanderungen, die sehr verschiedene Ursachen haben können, werden auch von Libellen (u. a. *Sympetrum fonscolombei, Hemianax ephippiger, Aeschna affinis*) und Tausendfüßlern (u..a *Schizophyllum sabulosum*) durchgeführt.

Der Sandschnurfüßler *Schizophyllum sabulosum* kommt in Europa bis Finnland (62° 15′) vor. Frühjahrs- und Herbstwanderungen dieser Tiere erfolgen unter Veränderung der Feuchtigkeitspräferenz und dienen dem Aufsuchen von Eiablage-, Übersommerungs- und Überwinterungsgebieten. In großen Mengen trat *Schizophyllum sabulosum* 1973 im Saarland auf. Massenentwicklungen der Art sind jedoch auch aus anderen Gebieten bekannt.

In unterschiedlichen Zeitabständen kommt es zu Massenwanderungen der Steppenhühner (*Syrrhaptes paradoxus*), Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchus*) und Kreuzschnäbel (*Loxia*) mit Expansionen nach Mitteleuropa. In Invasionsjahren ziehen riesige Schwärme von *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* aus Sibirien in westlicher Richtung. Die Ursache dieser Wanderungen liegt in erster Linie im Vorhandensein besonders günstiger Samenproduktionen der Nadelhölzer in den Invasionsgebieten und wird von der Populationsdichte mitbestimmt. Invasionsjahre des Sibirischen Tannenhähers nach Europa waren: 1753, 1754, 1760, 1793, 1802, 1804, 1814, 1821, 1827, 1836, 1844, 1849, 1856, 1868, 1878, 1883, 1885, 1888, 1893, 1895, 1899, 1900, 1907, 1911, 1913, 1917, 1933, 1941, 1947, 1954, 1961, 1968.

Unregelmäßige Niederschlagsverhältnisse führen zu Massenentwicklungen und Invasionen der Wanderheuschrecken in den Savannen und Steppen (vgl. Savannenbiom).

Allgemeines Kennzeichen der Wanderungen ist es, daß das eigentliche Fortpflanzungsgebiet nur in seltenen Fällen wesentlich erweitert wird.

3.4.2 Tierverdriftung

Völlig anders verhält es sich bei Arealveränderungen, die auf „passive" Verbreitungsmechanismen zurückgehen. Zahlreiche Pflanzen und Tiere erweitern ihr Areal auf diese Weise. Zwei Verbreitungstypen lassen sich bei Pflanzen unterscheiden: die Autochorie (= Bildung von Ablegern, Ausstreuen von Samen, Fallverbreitung durch Eigengewicht = barochor) und die Allochorie (= Samen und Früchte werden passiv durch andere Mittel verbreitet).

Bei Steppenpflanzen können ganze Büsche losgerissen und als sogenannte „Steppenhexen" vom Wind fortgeweht werden (u. a. *Crambe, Eryngium, Falcaria, Seseli, Phlomis, Centaurea*). Gleiches gilt von den kugeligen Thallusstücken der Mannaflechte (*Lecanora esculenta*), die über den Boden rollend vom Winde verdriftet werden. Zahlreiche staubförmig kleine Samen und Sporen (Moose, Farne; Basidiosporen der Hutpilze; Konidien und Ascosporen der Ascomyceten; Samen der Orchideen und des Tabaks) oder Samen mit besonderen Schwebeeinrichtungen werden durch die Luft verbreitet. Andere sind an das Wasser als Transportmittel angepaßt. Ihre Schwimmfähigkeit wird durch luftzuführende Zellen (u. a. Froschlöffel, Pfeilkraut), durch große Interzellularen (Sumpfdotter-

blume u. a.) oder durch besondere Schwimmblasen erreicht (Seerose, Seggen u. a.). Bereits Darwin zeigte, daß die Samen oder Früchte von verschiedenen Pflanzenarten lange Zeit sowohl im Süß- als auch im Salzwasser schwimmen können, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren.

Besonders interessant sind solche Pflanzensamen, die an eine Verbreitung durch Tiere angepaßt sind. Entsprechende Beobachtungen wurden bereits von Theophrast, Plinius und Darwin gemacht. Hierzu gehören u. a. die Klettenfrüchte, die sich mit Widerhaken oder Krallen im Haarkleid der Tiere verfangen (u. a. Ackerhahnenfuß, Klette, Nelkenwurz). Eine besondere Form dieser epizoochoren Arten sind die in den Steppen und Wüsten auftretenden Trampelkletten, die an den Läufen der Säugetiere hängenbleiben und verschleppt werden. Andere Samen und Früchte haften durch klebrigen Schleim an Tieren und werden so verbreitet (Ridley 1930). Synzoochore Verbreitung wird durch Tiere erreicht, die Früchte verschleppen, um sie ungestört zu fressen oder um sich Nahrungsvorräte anzulegen (u. a. Hamster, Eichhörnchen, Mäuse, Eichelhäher, Tannenhäher, Spechte). Die Myrmekochoren (Schöllkraut, Veilchen u. a.) tragen an ihren Samen stets helle ölreiche Anhängsel (Elaiosomen), die von den Ameisen, die als Verbreiter auftreten, gerne verzehrt werden. Endozoochor verbreitbare Früchte fallen meist durch ihre Lockfarbe oder saftiges Fruchtfleisch auf, während eine harte Schale den Keimling vor der Verdauung schützt (Beeren, Steinfrüchte, Mistel u. a.).

Die passive Verbreitung der Tiere erfolgt in erster Linie durch den Wind, strömendes Wasser, Verschleppung durch andere Tiere oder den Menschen.

Für die passive Ausbreitung der Insekten sind vor allem die Luftströmungen von Bedeutung, die in der Regel um so mehr Insekten mit sich führen, je größer ihre Geschwindigkeit ist. Dieses durch den Wind verdriftete „Aeroplankton" reicht bis in 4000 m Höhe. Mit Hilfe von Flugzeug-Netzfängen läßt sich die vertikale Verbreitung des Aeroplanktons aufklären. Ausbreitungsrichtungen (sowohl passive als auch aktive) wurden durch Untersuchungen auf im Meer gelegenen Ölbohrinseln und Feuerschiffen geklärt. In den auf Feuerschiffen der Nord- und Ostsee aufgestellten Fangschalen fingen sich bis zu 95% Dipteren, die überwiegend aus küstennahen Biotopen stammten. Die Flugintensität verläuft korreliert zu den verschiedenen Windrichtungen und -geschwindigkeiten (Heydemann 1967).

Die Fichtenblattlaus (*Cineropsis piceae*) taucht bei entsprechenden Wetterlagen fast regelmäßig in Spitzbergen auf, das vom nächsten Vorkommen auf der Halbinsel Kola über 1000 km entfernt ist. Die Fallwinde über Land drücken das Aeroplankton schließlich herab und verursachen in vielen Gegenden fast täglich und stündlich ein anhaltendes Bombardement des Bodens durch Kleininsekten.

Aber auch größere, im allgemeinen flugfähige Arten können vom Wind weit über ihr eigentliches Areal hinaus verdriftet werden. Von den auf Helgoland bisher nachgewiesenen 361 Vogelarten (409 Unterarten; nach Vauk 1972) sind nur 18 als regelmäßige Brutvögel verzeichnet, und mehr als doppelt so viele Arten haben als Irrgäste die Insel bei entsprechenden Wetterlagen erreicht.

Herkunft von Irrgästen und Durchzüglern (Vögel) auf Helgoland (nach Vauk 1972)

Nord-Europa	Süd-Europa	Mittel-, Nord- und Ostasien	Klein- und Vorderasien	Nord-amerika	Südatlantik
Schwarz-schnabelsturm-taucher	Schlangen-adler	Scheckente	Rennvogel	Brillenente	Großer Sturmtaucher
Atlantischer Kormoran	Rötelfalk	Wermut-regenpfeifer	Ägyptischer Ziegen-melker	Amerikan. Gold-regenpfeifer	Dunkler Sturmtaucher
Prachteiderente	Jungfern-kranich	Sibir. Gold-regenpfeifer	Isabell-würger	Grasläufer	
Spatelente	Brach-schwalbe	Dünn-schnabel-Brachvogel	Wacholder-laubsänger	Amerikan. Uferläufer	
Gerfalke	Schwarz-meer-Silbermöwe	Rosenmöwe	Weißflügel-rotschwanz	Bonaparte-Möwe	
Grönl. Gerfalke	Stummel-lerche	Östl. Turteltaube	Wüstenstein-schmätzer	Amerikan. Wasserpieper	
Elfenbeinmöwe	Kurzzehen-lerche	Mohren-lerche	Braunkopf-ammer	Katzenvogel	
Eismeer-Gryllteiste	Kalander-lerche Weißflügel-lerche	Grauköpfige Schafstelze		Grauwangen-drossel	
Nordische Trottellumme	Rötel-schwalbe Blaßspötter Orpheus-spötter	Zitronen-stelze		Zwergdrossel	
Nordischer Laubsänger	Oliven-spötter	Waldpieper		Wander-drossel	
Nordische Weidenmeise	Brillen-grasmücke	Strichel-schwirl Streifen-schwirl			
Polarbirken-zeisig	Weißbart-grasmücke	Feld-rohrsänger			
Grönl. Birken-zeisig	Orpheus-grasmücke	Buschspötter			

Hakengimpel	Mittelmeer-steinschmätzer	Bartlaubsänger
	Gilbsteinschmätzer	Sib. Zilpzalp Goldhähnchenlaubsänger
	Nonnensteinschmätzer	Erddrossel Rostflügeldrossel
	Heckensänger	Rotkehldrossel Schwarzkehldrossel
	Blaumerle	Einfarbdrossel
	Grauer Ortolan	Fichtenammer
	Kappenammer	Gimpelammer
		Maskenammer

Passive Verschleppung, bei der Wind und Wasser beteiligt sind, wird anemohydrochor genannt. Der Anemohydrochorie hat PALMEN (1944) eingehende Studien gewidmet. Er untersuchte die an der Südküste Finnlands häufig auftretenden ausgedehnten Insektenspülsäume (Dichte der angespülten Insekten etwa 4000 Individuen/m^2) und konnte zeigen, daß sie durch Insekten der Südfinnland gegenüberliegenden baltischen Küste (100 km) gebildet werden, die teilweise einen mehrtägigen Aufenthalt im Salzwasser schadlos überstanden hatten.

Die Regelmäßigkeit der anemohydrochoren Verbreitung in dieser Gegend ist der Grund für die sogenannte „Baltische Einwanderungsrichtung" (PALMEN 1944) vieler Insekten Finnlands. Bei der hydrochoren Verbreitung werden meist nur im Wasser lebende Tiere verfrachtet. Schwimmende Materialien können bei terrestrischen Arten als Transportmittel dienen (Floßtheorie). In vielen Fällen liegen jedoch über die passive Verdriftbarkeit von terrestrischen Vertebraten über das Wasser hinweg, von Gelegenheitsbeobachtungen abgesehen, kaum experimentelle Untersuchungen vor. Untersuchungsreihen an Eidechsen, die wir im Labor und im Freiland (Mittelmeer) durchführten, bestätigen, daß erhebliche Unterschiede in der „Schwimmfähigkeit" und der Orientierungsfähigkeit im Meer zwischen einzelnen Arten bestehen. Bei Wassertemperaturen von 21° C können sowohl *Lacerta muralis* (Mauereidechse) als auch *Lacerta viridis* (Smaragdeidechse) sich über 60 Minuten im Wasser schwimmend aufhalten, ohne Schaden zu nehmen. Bei den auf den Kanarischen Inseln vorkommenden großen *Lacerta galoti* mußten jedoch die

Schwimmversuche (um die Tiere vor dem Ertrinken zu bewahren) nach 15 Minuten abgebrochen werden. Auch die große, bis 70 cm lang werdende südamerikanische Landschildkröte, *Testudo carbonaria*, ist durchaus in der Lage, sich mindestens 24 Stunden schwimmend im Wasser zu halten. Diese Tatsache ist besonders erwähnenswert, da die Art in die nächste Verwandtschaft der Galápagos-Riesenschildkröten gehört.

Verschleppung durch andere Tiere (Zoochorie) gilt besonders für Parasiten und Epizoen (u.a. Mallophagen). Sumpf- oder Wasservögel können Eier von Wasserinsekten oder Laich von anderen wasserbewohnenden Tieren über weite Entfernungen verfrachten.

Berühmt geworden ist die „wandernde Ente" mit dem frischen Laich einer Süßwasserschnecke, die in der Sahara, etwa 160 km vom nächsten Süßwasser entfernt, erlegt wurde. WEIGOLD (1910) zeigte, daß die Chydoridenfauna der Teiche und Tümpel Sachsens um so artenreicher ist, je mehr diese Gewässer von Wandervögeln besucht werden.

Nur Arten, deren passive Verbreitungsmechanismen wir kennen, erlauben gesicherte Aussagen über die Genese ihrer Areale.

3.4.3 Tierverschleppung

Verschleppung durch den Menschen ist ein Vorgang, der meist korreliert zur Ausbreitungsgeschichte einzelner Bevölkerungsgruppen oder zu Hauptverkehrswegen verläuft.

Hausratten, Hausmäuse und Haussperlinge sind durch den Menschen zu Kosmopoliten geworden. Auch zahlreiche Reptilien- und Amphibienarten wurden verschleppt. Die große südamerikanische Riesenkröte *Bufo marinus* wurde zur Insektenbekämpfung nach Kuba, Haiti, Ostaustralien und Neuguinea eingeführt, und der kleine Gecko *Hemidactylus mabouia* gelangte unbeabsichtigt mit den ersten Sklavenschiffen von Afrika nach Südamerika, wo er heute ein „Haustier" geworden ist.

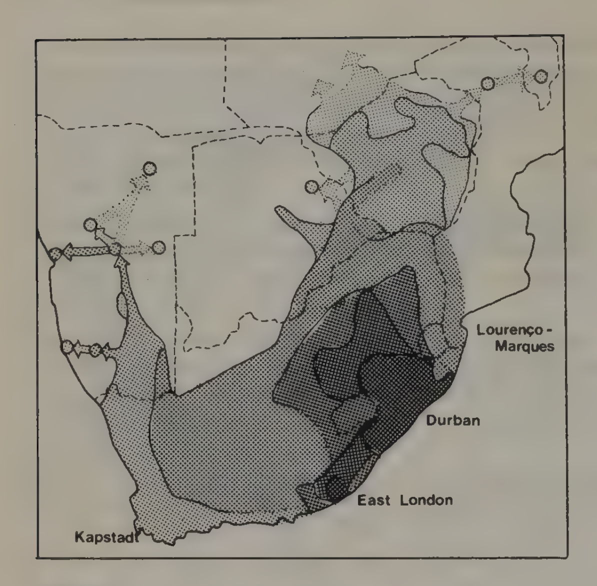
Fünf weitere Geckoarten wurden vom Menschen über ihr ursprüngliches Areal hinaus in verschiedene Erdteile verschleppt. Der in Hinterindien und dem Indoaustralischen Archipel beheimatete Gecko *Cnemaspis kendalli* wurde nach Neuseeland eingeführt. *Gehyra multilata* aus Ostmadagaskar, Ceylon und Ozeanien kam nach Mexiko (Seehäfen von Nayarit und Sinaloa); der in der nördlichen Neotropis lebende *Gonatodes albogularis* kommt heute auch in Florida vor; *Hemidactylus frenatus* aus Indien und Ozeanien gehört gegenwärtig zur Herpetofauna von Südafrika, und der im Mittelmeergebiet häufige *Hemidactylus turcicus* wurde nach Nordamerika und Mexiko eingeführt. Die in Sardinien in einigen Landschaften häufige Breitrandschildkröte *Testudo marginata* kam aus Südgriechenland auf die Tyrrhenisinsel. Das Chamäleon (*Chamaeleo chamaeleon*) gehört ebensowenig zur ursprünglichen Fauna der Kanarischen Inseln, wie die Madeira-Mauereidechse (*Lacerta dugesi*) zu den Azoren, die nordwestafrikanische Brillen-



Abb. 29
Fundorte (1955) des vom Menschen nach Brasilien eingeschleppten Erregers der Elephantiasis *Wucheria bancrofti*

eidechse *Lacerta perspicillata* zu den Balearen, die Pityusen-Eidechse (*Lacerta pityusensis*) zu Mallorca und die in Italien und Jugoslawien beheimatete Ruineneidechse *Lacerta sicula* nach Menorca, Südostspanien (Almeria) und den USA (Philadelphia).

Die ursprünglich auf das westliche Eurasien beschränkte Bachforelle wurde aus wirtschaftlichen Erwägungen in Nordamerika, Chile, Argentinien, Süd- und Ostafrika, Madagaskar, Australien und Neuseeland ausgesetzt. Auch die Auster (*Ostrea edulis*) wurde aus gleichen Gründen über ihr ursprüngliches Areal hinaus vom Menschen verbreitet. Durch die Krebspest, hervorgerufen durch den ursprünglich in Nordamerika beheimateten Pilz *Aphanomyces astaci*, wurden in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts viele europäische Bach- und Flußläufe krebsfrei. Während nordamerikanische Krebsarten weitgehend resistent gegen den Pilz sind, gehen europäische, aber auch asiatische und japanische Populationen bei Befall rasch zugrunde. Vor fast hundert Jahren wurde deshalb der nordamerikanische *Cambarus affinis* eingeführt, der die Stelle des mitteleuropäischen *Astacus fluviatilis* vielerorts einnahm. Seit etwa 10 Jahren wird auch der Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus* zunehmend nach Europa eingeführt, wo er in Schweden z. B. in großem Umfang bereits gezüchtet wird. Schon in römischer Zeit wurde der ostpalaearktische Jagdfasan (*Phasianus colchicus*) nach Italien und Südengland eingeführt. Seit 800 n. Chr. ist er auch in Mitteleuropa heimisch. 1513 gelangte er nach St. Helena, 1667 nach Madeira, wo er später wieder ausgerottet wurde. In den USA, Kanada, Hawaii, Neuseeland und Südaustralien wird er heute ebenso gejagt wie auf Zypern und in Chile.



Areal	bis	1948
Arealzuwachs		1949-52
Arealzuwachs		1953-56
Arealzuwachs		1957-60
Arealzuwachs		1961-64
Arealzuwachs		1965-68

Abb. 30
Die Ausbreitung des Haussperlings in Südafrika (nach VIERKE 1970)

Von den europäischen Tierarten wurden Wildschwein, Feldhase, Rebhuhn und Star nach Nordamerika verfrachtet. Ursprünglich nordamerikanische Arten, die Europa besiedeln konnten, sind Kartoffelkäfer, Bisamratte, Grauhörnchen und Waschbär. Auch multiple Verschleppung ist von vielen Tierarten bekannt. So wurde der Wanderigel (*Erinaceus algirus*) wahrscheinlich mehrmals von Nordafrika nach Malta eingeschleppt (MALEC und STORCH 1972). *Erinaceus algirus* kommt auch auf den Kanaren (Teneriffa, Fuerteventura) zusammen mit Ratten, Hausmäusen und Kaninchen vor (NIETHAMMER 1972).

Gegenwärtig leben nur eingeschleppte flugunfähige Säuger auf den Kanaren. Aus altpleistozänen Fossilfunden wissen wir jedoch, daß die Insel von autochthonen Säugern bewohnt war (u. a. *Canariomys bravoi*). Neueinbürgerungen von Tierarten haben zu einer völligen Überfremdung der Fauna von Neuseeland geführt (z. B. australischer Kusu, europäischer Rothirsch, Damhirsch, Wildschwein, Feldhase, Iltis, Hermelin, Wiesel, Igel, Rebhuhn). Einige von diesen Arten werden heute bereits wirtschaftlich genutzt (Rothirsch).

Der australische Kusu (*Trichosurus vulpecula*) lebt in den Baumkronen der Lorbeer- und Coniferen-Wälder (bevorzugte Baumarten: *Metrosideros*) und lockert durch Kronenverbiß die ursprünglich geschlossenen Regenwälder auf. Das

* Verbissschäden, weil die Veg. nicht an diesen Einfluss angepasst war; das führt zu massiven Problemen durch

im dichten Regenwald keine günstigen Lebensbedingungen findende Rotwild dringt bevorzugt in die Kusu-Wälder vor. Die Folge der kombinierten Wirksamkeit von Kusu und Rotwild ist die Vernichtung der Wälder.

Auch die neuseeländische Flora besitzt viele Arten, die vom Menschen eingeschleppt wurden (u.a. *Ulex europaeus, Lupinus arboreus, Rosa canina, Rubus fruticosus, Thymus serpyllum, Digitalis purpurea*; vgl. u.a. SCHWEINFURTH 1966). Neueinbürgerung von ortsfremden Tierarten führt in den meisten Fällen zu erheblichen Störungen oder sogar zu Katastrophen für die einheimischen Lebensgemeinschaften.

Der 1933 erstmals für Europa in Frankreich nachgewiesene, ursprünglich amerikanische Nutzholzborkenkäfer *Gnathotrichus materiarius* FITCH tritt seit 1965 in Baden-Württemberg und seit 1970 auch in Rheinland-Pfalz in Kiefernbeständen regelmäßig auf und verursacht zum Teil erheblichen Schaden. Die ökologischen Folgewirkungen verschleppter Arten sind häufig nicht abzusehen, was die Einbürgerungsgeschichten der Bisamratte (*Ondatra zibethicus zibethicus*) und des Kartoffelkäfers in Mitteleuropa, des Kaninchens in Australien und der Achatschnecke (*Achatina fulica*) in Südostasien belegen. Von Ostafrika aus gelangte *Achatina* innerhalb der letzten 200 Jahre in die Kulturzonen von Asien, der Pazifischen Inselwelt (incl. Hawaii), von Kalifornien und von Florida und wirkte sich durch ihre hohe Vermehrungsrate, ihren großen Nahrungsbedarf und als Überträger von Pflanzenkrankheiten in ihren neuen Kolonisationsgebieten sehr schädlich aus. Da wirksame Feinde fehlten, konnte sich die Art in den Plantagen ausbreiten. Heute bekämpft man sie mit Viren, Giftködern und Feindschnecken der Gattung *Gonaxis* und *Eugladina*.

Verschleppungsdaten von *Achatina fulica*:

Madagaskar	1761	Amoy	1931
Mauritius	1803	Hong Kong	1941
Réunion	1821	Thailand	1937
Seychellen	1840	Formosa	1936
Komoren	1860	Okinawa	1938
Kalkutta	1847	Bonin-Inseln	1938
Mussoori im Vorgebirge		Palau-Inseln	1938
des Himalaya	1848	Karolinen	1939
Bombay	1910	Marianen	1939
Ceylon	1900	Marshall-Inseln	1939
Malaiische		Manila	1943
Halbinsel	1910	Neu-Guinea	?
Singapur	1910	Neu-Britannien	?
Borneo	1928	Neu-Irland	1940
Riau-Archipel	1924	Hawaii	1936
Java	1933	Kalifornien	1946 (San Pedro)
Sumatra	1939	Florida	1966



Abb. 31 Gegenwärtige Verbreitung und Verschleppungsdaten der Achatschnecke *Achatina fulica*. Ursprüngliches Areal der Art (*A. fulica hamillei*) in schwarz.



Abb. 32 Gegenwärtige Verbreitung des Moskitofisches *Gambusia affinis*. Engschraffiert wurde das ursprüngliche Areal dargestellt.

4 Die genetische Makrostruktur der Biosphäre

Die großräumige horizontale und vertikale Anordnung der Verbreitungsgebiete von höheren systematischen Verwandtschaftsgruppen führte bereits im vergangenen Jahrhundert zur Aufstellung von Tier- und Pflanzenreichen.
Völlig unabhängig davon, ob diese Ordnung stärker entwicklungsgeschichtliche oder rezent ökologische Ursachen besitzt, läßt sie sich für jede Tiergruppe nachweisen. Schwierigkeiten treten erst auf, wenn man den Versuch unternimmt, für alle Tierfamilien gleichermaßen bedeutsame Reiche aufzustellen und zu einer Koinzidenz mit den ökologischen Strukturmerkmalen der Biosphäre zu gelangen. Die Vorstellung vom Vorhandensein klar abgrenzbarer Tierreiche wird durch die Vielgestaltigkeit, die unterschiedliche historische Entwicklung und die teilweise extrem abweichende Populationsdynamik einzelner Arten immer wieder in Frage gestellt. Die gegenwärtige ökologische Durchdringung von Flachlandregenwäldern, Montanwäldern, Savannen und Paramos auf oftmals kleinstem Raum (vgl. u. a. die vertikale Gliederung der Sierra de Santa Marta im nördlichen Kolumbien) und die an diese Räume angepaßten Tierarten ergeben ein so verwirrendes Bild von Arealtypen unterschiedlicher Herkunft, daß eine einfache Einteilung und Gliederung der Biosphäre im Sinne des „Regionenkonzeptes" erhebliche Probleme aufwirft.

Trotz dieser Einschränkungen sind tiergeographische Reiche für die ausreichend untersuchten Verwandtschaftsgruppen unbestrittene und allgemein anerkannte Einheiten, die allerdings – und das sollte man nicht vergessen – nur die äußere Klammer für ein von den Fähigkeiten einzelner Arten und deren Teilpopulationen bestimmtes dynamisches Geschehen liefern. Obwohl der Austausch- und Durchmischungsvorgang zwischen den Tierreichen, bedingt durch anthropogenen Einfluß, immer stärker beschleunigt wird, zeigen die Tierreiche auch heute noch jene besonderen Züge, die jedem naturverbundenen Wissenschaftler sofort auffallen, wenn er erstmals seinen Fuß in eines dieser Tierreiche setzt.

4.1 Die Tierreiche des Festlandes

Tiergeographische Gliederungsvorschläge der Biosphäre beruhen im wesentlichen auf der Verbreitung von Gattungen und Familien. Die von SCLATER (1858) und WALLACE (1876) vorgenommene Dreigliederung der Biosphäre in eine Mega-, Noto- und Neogaea entspricht in vielen Fällen nicht mehr dem gegenwärtigen Kenntnisstand. Diese Großreiche implizierten folgende Räume und Kontinente:

Megagaea (= Arctogaea)	=	Nordamerika, Eurasien, Afrika, Arabische Halbinsel, Indien und Hinterindien.
Notogaea	=	Australien mit Ozeanien und Neuseeland.
Neogaea	=	Süd- und Mittelamerika mit den Antillen.

Unter Einbeziehung der vorliegenden Kenntnisse sowohl der Vertebraten als auch der Invertebratenverbreitung und deren phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen gelangt man zu einer wesentlich stärkeren Differenzierung der terrestrischen Tierreiche, die neben auffallenden Besonderheiten und Abweichungen in großen Zügen Übereinstimmungen mit den Pflanzenreichen aufweisen. Während Vegetationsgeographen mit Recht den südlichsten Teil von Florida ebenso wie die Südspitze der kalifornischen Halbinsel zur Neotropis stellen – was durch einzelne Verwandtschaftsbeziehungen auch bei verschiedenen Tiergruppen angedeutet wird (u.a. die in Südkalifornien vorkommenden Eidechsen *Cnemidophorus tigris, Cnemidophorus hyperythrus, Uta stansburiana* und *Sceloporus magister* sowie die auf den Key West lebenden *Anolis sagrei stejnegeri* und *Sphaerodactylus cinereus* und die in Florida weitverbreiteten Eidechsen *Sceloporus woodi, Cnemidophorus sexlineatus* und die Korallenschlange *Micrurus fulvius*) –, zeigt die Mehrzahl der in diesen Räumen lebenden Tierarten (u.a. die in Südkalifornien vorkommende Klapperschlange *Crotalus ruber*, die amerikanische „Gopher Snake" *Pituophis melanoleucus*), daß Südkalifornien und Südflorida zur Nearktis gehören.

Die Tierreiche der Erde

Reich	Region	Gebiete
1. Holarktis	a) Nearktis	Nordamerika (im Gegensatz zum Pflanzenreich mit Florida und der Kalifornischen Halbinsel; Grönland und den Hochländern von Mexiko)
	b) Palaearktis	Eurasien (mit Island, den Kanarischen Inseln, Korea, Japan) und Nordafrika
2. Palaeotropis	a) Aethiopis	Afrika südlich der Sahara
	b) Madegassis	Madagaskar und vorgelagerte Inseln
	c) Orientalis	Indien und Hinterindien bis zur Wallace-Linie
3. Australis	a) australische Region b) ozeanische Region c) neuseeländische Region d) hawaiische Region	Neuguinea und die Inseln östlich der Lydekker-Linie, Ozeanien, Neukaledonien, die Salomonen, Mittel- und Nord-Neuseeland und Hawaii werden hier bei der Australis belassen. Diese Inselgruppen besitzen so viele Eigenständigkeiten und enge Verwandtschaftsbeziehungen zur Palaeotropis, daß für alle Tiergruppen eine Einordnung zur Australis nicht zutrifft
4. Neotropis		Süd- und Mittelamerika mit den Antillen
5. Archinotis		Antarktis, südwestliches Südamerika und südwestliches Neuseeland

Scharfausgeprägte Grenzen bestehen zwischen den Tierreichen nur dort, wo hohe Gebirge, weite Meeresarme oder lebensfeindliche Eiswüsten vorhanden sind. Im allgemeinen existieren zwischen ihnen breite Übergangs- und Durchmi-

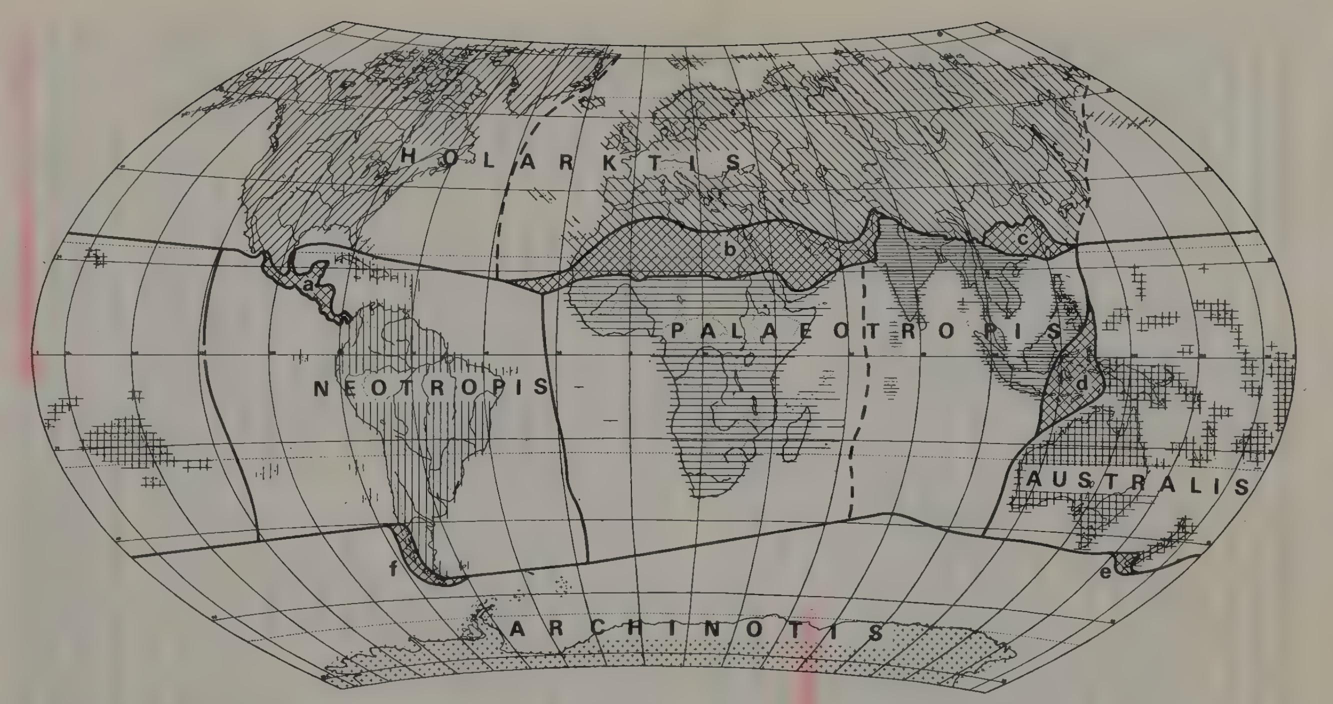


Abb. 33 Die Tierreiche der Erde (nach MÜLLER 1973). Die kreuzschraffierten Gebiete a, b, c, d, e und f sind Übergangsgebiete

schungszonen, die in vielen Fällen eine eigene erdgeschichtliche Vergangenheit besitzen (z. B. Mittelamerika; vgl. u. a. SAVAGE 1966, MÜLLER 1973) und sich aus Faunen mit unterschiedlichem phylogenetischem Alter und verschiedener Herkunft zusammensetzen. Deshalb werden einige dieser Übergangsgebiete von manchen Tiergeographen als „eigenständige" Tierreiche angesehen.

4.1.1 Das indo-australische Übergangsgebiet

Die Grenzlinien im indo-australischen Übergangsgebiet, der Wallacea, besitzen für zahlreiche flugfähige Invertebratengruppen ebenso wie für die Pflanzen nur geringe Bedeutung, während sie für Vertebraten sehr gut erhärtet sind. Die Wallacea reicht von den kleinen Sunda-Inseln, von Celebes und Lombok im Westen bis zu den Molukken, Kei- und Aru-Inseln im Osten. Sie wird durch die LYDEKKER-Linie (LYDEKKER 1896) von der Australis und durch die WALLACE-Linie (WALLACE 1876) von der Palaeotropis (Orientalische Region) getrennt. Obwohl die Wallacea durch eine Mischfauna orientalischer und australischer Herkunft geprägt wird (u. a. kommen auf Celebes der auch in Ceylon lebende Waran *Varanus salvator*, die orientalische Blindschlange *Typhlops braminus*, die im Küstengebiet Hinterindiens lebende javanische Warzenschlange *Acrochordus javanicus* und der orientalische Gecko *Gekko gecko* ebenso vor wie die von Neuguinea bekannten Segelechsen der Gattung *Hydrosaurus*), besitzt sie dennoch einige bemerkenswerte Endemiten. Dazu gehören z. B. der mit den Celebesmakaken nahe verwandte Schopfmakak (*Cynopithecus niger*) und der Hirscheber (*Babyrousa babirussa*) von Celebes, ein altertümlicher Vertreter der Schweineartigen.

Durch die Wallacea, zwischen den Molukken und Celebes sowie zwischen Timorlaut und den Kleinen Sundainseln, verläuft die WEBER-Linie. Sie wurde von WEBER (1902) als Linie mit annähernd gleicher Häufigkeit von orientalischen und australischen Tiergruppen erkannt.

WILKINSON (1969) und GRESSIT (1961) machten darauf aufmerksam, daß sie für Wirbellose nicht die gleiche Bedeutung besitzt wie für Wirbeltiere. SWELLENGREBEL und RODENWALDT konnten jedoch zeigen, daß sie u. a. auch für die Überträger der Malaria, die *Anopheles*-Arten (*Anopheles aconitus, Anopheles minimus, Anopheles punctulatus, Anopheles subpictus* u. a.), verbreitungsbestimmend ist, und HEMMER (1971) klärte Ausbreitungsparallelen zwischen fossilen Pantherkatzen und dem pleistozänen Menschen in diesem Raum auf. Erwähnenswert ist die Tatsache, daß bereits 1846 SALOMON MÜLLER die „WALLACE-Linie" als bedeutende zoogeographische Grenze erkannte. Die MÜLLER-Linie ordnet jedoch Lombok und Sumbawa noch zur orientalischen Region. MÜLLER war darüber hinaus, im Gegensatz zu WALLACE, der Auffassung, daß die Grenzlinie stärker ökologisch bedingt sei. Die Ostgrenze der australischen Beuteltiergruppen verläuft weitgehend übereinstimmend mit der MÜLLER- bzw. WALLACE-Linie. Im Süden fehlen jedoch westlich von Wetar und Timor die Beuteltiere.

Im Gegensatz zu den Grenzlinien der Wallacea, die weitgehend mit der 200-Meter-Meerestiefenlinie, die während der Eiszeiten trockenfiel, übereinstimmen, besitzen kontinentale Linien geringere Bedeutung. Das gilt z. B. für die REINIG- und die JOHANSEN-Linie.

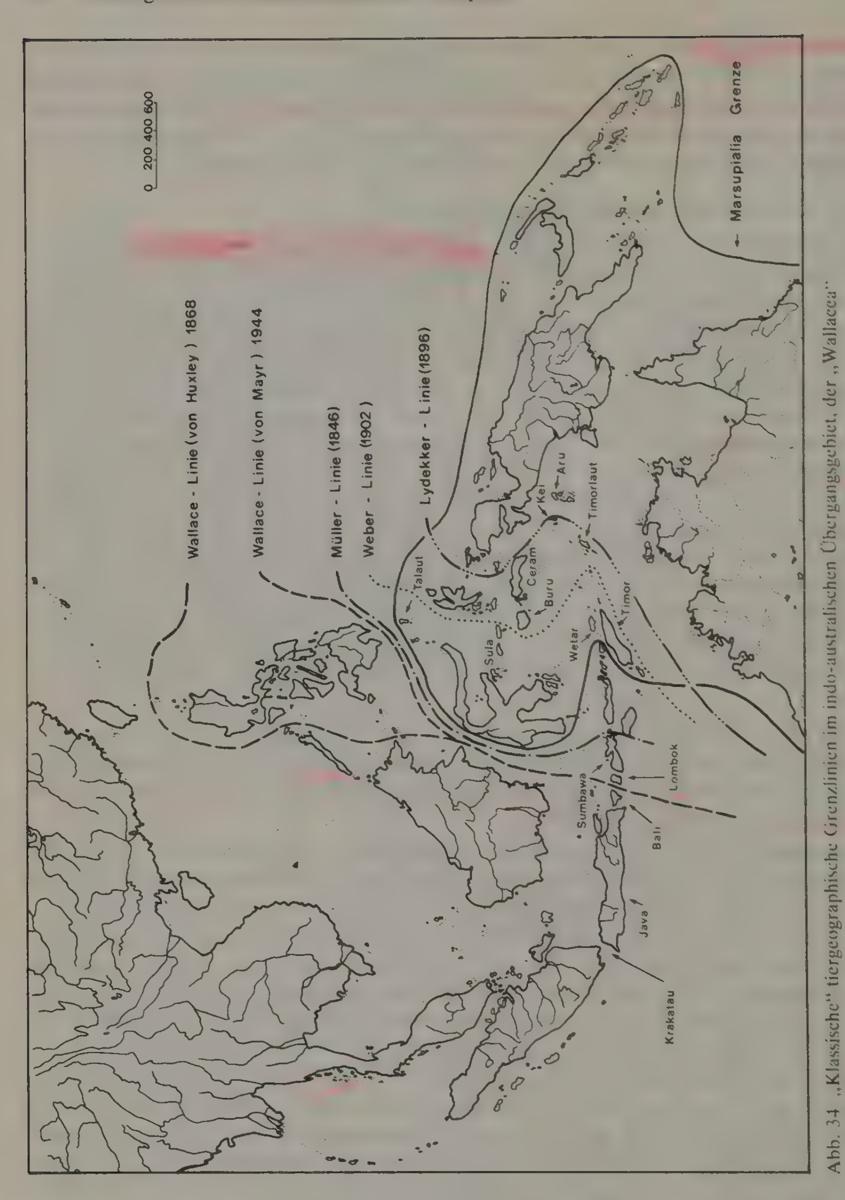


Abb. 34 „Klassische" tiergeographische Grenzlinien im indo-australischen Übergangsgebiet, der „Wallacea"

Die REINIG-Linie, die vom Ostufer der Lena und des Aldan über das Stanowoy- und Gablonowyi-Gebirge bis zum Tienschan verläuft, entstand während der Eiszeiten und hat geschichtliche Ursachen.

Die JOHANSEN-Linie ist dagegen ein ökologisch begründetes Berührungsgebiet west- und ostpalaearktischer Tiergruppen. Sie verläuft von der Sewernaja- und Semlja-Insel und Taimyr-Halbinsel im Norden, östlich des Jenissei (daher auch „Jenissei-Faunenscheide“ genannt) bis zum Altai. Die östlich von ihr gelegene Mittelsibirische Hochfläche erlaubt es westlichen, an das Flachland angepaßten Arten nur in wenigen Fällen, nach Osten vorzudringen. Umgekehrt erreichen östliche Hochlandarten am Westrand der Mittelsibirischen Hochebene ihre Westgrenze und dringen nur bei entsprechend großer ökologischer Valenz auch in das Flachland und damit westlich der JOHANSEN-Linie vor. Von östlichen Arten, die an der JOHANSEN-Linie ihre Westgrenze erreichen, sind die Vogelarten *Turdus sibiricus, Turdus obscurus, Turdus eunomus, Turdus naumanni, Anas formosa* und *Anas falcata* zu nennen; von westlichen die Vogelarten *Lanius collurio, Acrocephalus schoenobaenus, Capella media, Porzana porzana* und *Melanitta fusca*.

4.1.2 Das mittelamerikanische Übergangsgebiet

Die Grenzen zwischen Neotropis, Palaeotropis und Holarktis wurden bis in die jüngste Zeit immer wieder in Frage gestellt. Mittelamerika, von den meisten Biogeographen zur Neotropis gerechnet, wurde von anderen als „Übergangszone“ zwischen Neotropis und Nearktis aufgefaßt (mit überwiegend südamerikanischen Tiergruppen) und schließlich von MERTENS (1952), KRAUS (1955, 1960, 1964) und SAVAGE (1966) zu einem selbständigen Reich neben der Neotropis erhoben. Der Grund, warum die einzelnen Bearbeiter zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen kommen, ist zumindest zum Teil in der unterschiedlichen Ausbreitungsfähigkeit der jeweils bearbeiteten Tiergruppe zu suchen (MÜLLER 1973). Sehr ausbreitungsfähige Tiergruppen (Säuger, Vögel), mit denen sich SIMPSON (1950), MAYR (1964) und HOWELL (1969) beschäftigten, verwischen die Eigenheiten des mittelamerikanischen Raumes, während andere (Chilopoden, Diplopoden, Amphibia, Reptilia, Gastropoda) sie verstärkt in Erscheinung treten lassen (MÜLLER 1973).

Unabhängig davon, welche Auffassung die einzelnen Bearbeiter über die Zuordnung von Mittelamerika besitzen, sind sie sich doch gemeinsam darüber einig, daß in den tropischen Flachlandregenwäldern von Mittelamerika der Anteil an Arten mit südamerikanischer Herkunft erstaunlich groß ist.

Zeichnet man einmal die Nordgrenzen südamerikanischer Familien und die Südgrenzen nordamerikanischer Familien auf eine Karte von Mittelamerika, so läßt sich feststellen, daß es eine Häufung von Nordgrenzen südamerikanischer Familien in Mittelamerika und eine Stauungslinie dieser Nordgrenzen in Mittelamerika gibt.

Diese Stauungslinie verläuft korreliert zur Nordgrenze der mittelamerikanischen Flachlandregenwälder und zur 1500-m-Höhenlinie der Sierra Madre in Mexiko. Nordamerikanische Arten dringen im andinen Gebiet weit nach Südamerika vor. Diese Tatsache darf jedoch nicht dazu verleiten, die Hochgebirge von Mittelamerika einfach der Nearktis zuzuordnen, wie es von manchen Autoren vorgeschlagen wurde. Greifen wir als Beispiel die isolierten Páramos der Sierra de Talamanca in Costa Rica heraus, so wird die Verflechtung unterschiedlicher Herkunftsgebiete dort lebender Populationen besonders deutlich. Hier kommen einerseits nordamerikanische Taxa (u.a. die Insectivorengattung *Cryptotis* und die in Nordamerika

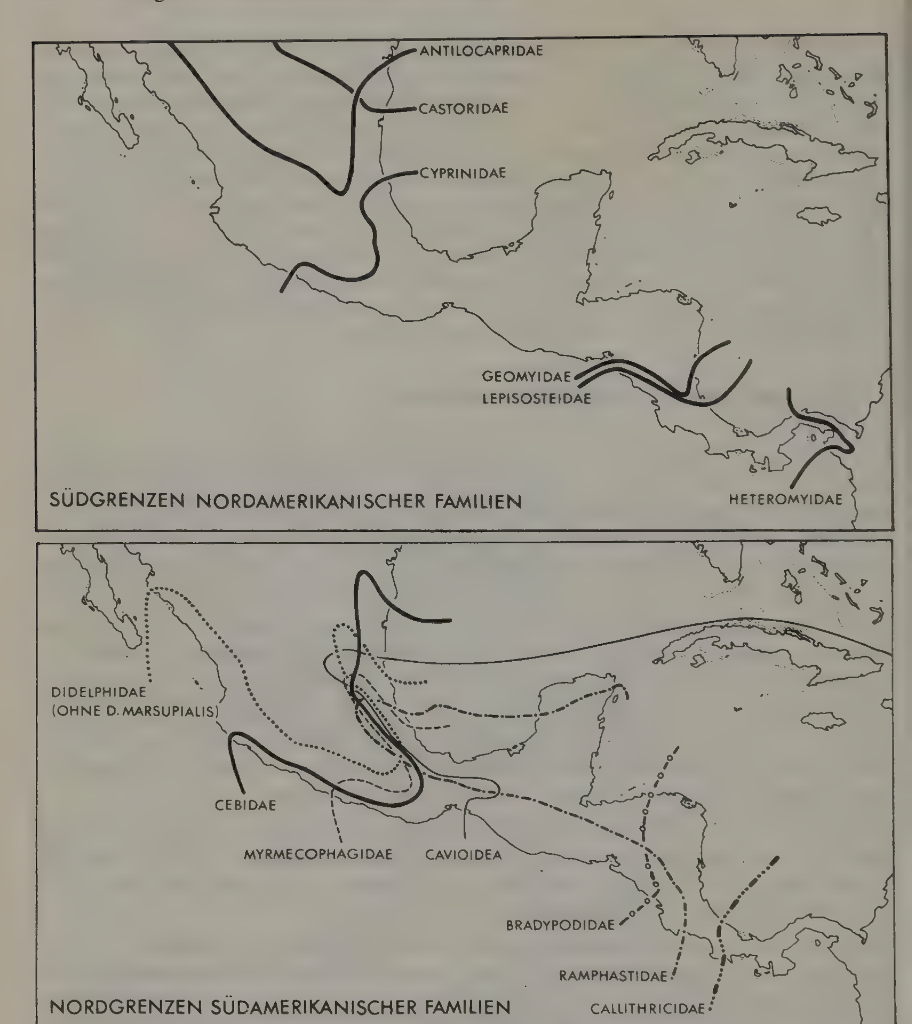


Abb. 35 Arealgrenzen süd- und nordamerikanischer Taxa im mittelamerikanischen Übergangsgebiet (aus MÜLLER 1973)

weitverbreitete Taubenart *Zenaida macroura*) neben neotropischen Verwandtschaftsgruppen (u. a. der Furnariide *Philydor rufus*) und zahlreichen Endemiten vor, deren Differenzierung in diesen Hochgebirgen ablief (vgl. Talamanca-Páramo-Zentrum bei MÜLLER 1973). Von den in Costa Rica vorkommenden 758 Vogelarten (864 Arten und Rassen, 440 Gattungen) sind 21 durch subspezifisch oder sogar spezifisch (3 Arten) differenzierte Populationen in den Páramos von Talamanca, deren floristische Verknüpfung mit den nordandinen Páramos von

Südamerika auffällt, vertreten. Dabei ist bemerkenswert, daß von den sechs in Costa Rica vorhandenen endemischen Vogelarten immerhin drei (*Selasphorus simoni*, *Chlorospingus zeledoni* und *Acanthidops bairdi*) Talamanca-Páramo-Endemiten sind. Betrachten wir die Familienzugehörigkeit der 21 differenzierten Vogelpopulationen der Sierra von Talamanca, so gehören im Sinne von Mayr (1964) nur 2 Arten der Familien Furnariidae und Cotingidae (*Philydor rufus panerythrus* und *Pachyramphus versicolor costaricensis*) zu Vogelfamilien mit südamerikanischem Ursprung. Für alle anderen Familien muß nearktische oder mittelamerikanische Herkunft angenommen werden. Diese Befunde sind völlig entgegengesetzt zu unseren Ergebnissen aus den basimontanen Regenwäldern von Costa Rica, wo Vogelpopulationen, die zu neotropischen Familien gehören, eindeutig dominieren.

Zahlreiche Vertebratenarten sind auf das mittelamerikanische Übergangsgebiet beschränkt. Hierzu gehören

unter den Amphibien	die Leptodactyliden
	Eleutherodactylus alfredi,
	— *anzuetoi*,
	— *bocourti*,
	— *brocchi*,
	— *decoratus*,
	— *dorsoconcolor*,
	— *dunni*,
	— *greggi* und der Laubfrosch (Hylidae)
	Hyla robertmertensis,
unter den Schlangen	*Typhlops basimaculatus*,
	Loxocemus bicolor,
	Leptotyphlops phenops,
	Dipsas dimidiatus, sowie die Giftschlangen
	Bothrops sphenophrys und
	Bothrops yucatannicus,
unter den Vögeln	*Campylorhynchus yucatanicus*,
	Myiarchus yucatanensis und
	Agriocharis ocellata,
unter den Säugern	*Peromyscus yucatanicus*,
	Sciurus yucatanensis.

Der mittelamerikanische Tapir (*Tapirus bairdi*) kommt auch in den Wäldern von Nordwest-Kolumbien vor.

4.1.3 Palaeotropisch-holarktische Übergangsgebiete

Breite Übergangsgebiete befinden sich auch zwischen Palaeotropis und Holarktis. Das gilt vor allem im afrikanischen und südostasiatischen Raum. Projiziert man die von zahlreichen Biogeographen diskutierten Grenzlinien zwischen der aethiopischen Region und der westlichen Palaearktis auf Nordafrika und die Arabische Halbinsel, so zeigt sich, daß z. B. die Sahara von einem dichten „Grenzlinien-Netz" überzogen wird. In diesen Linien schlagen sich einerseits tiergruppenspezi-

fische Eigenschaften, andererseits aber eine Fülle ökologischer Besonderheiten nieder. Die Sahara ist kein einheitlicher Wüstenraum. In ihre Trockenkerne sind isolierte Gebirgsstöcke eingestreut (u. a. Tibesti, Hoggar, Aïr), in denen holarktische Arten nach Süden vorgedrungen sind und aethiopische Taxa nordwärts wanderten. In Oasen der westlichen Sahara treten Arten auf (u. a. der Seefrosch *Rana ridibunda* und die große Perleidechse *Lacerta lepida*), die uns aus dem europäischen Mittelmeergebiet vertraut sind. Diese auffallenden Besonderheiten sind keineswegs auf die Tiere beschränkt. Sie lassen sich bei den Pflanzen durch analoge Fälle belegen.

Gründe für diese hochinteressanten Arealverknüpfungen unterschiedlicher Herkunft im aethiopisch-palaearktischen Übergangsgebiet finden wir einerseits in der rezenten Ökologie der Sahara, andererseits in der jüngeren Geschichte der nordafrikanischen Biome.

Die ariden Kerne der Sahara waren noch im Postglazial wesentlich feuchter als in der Gegenwart. Als zeitlicher Indikator können die holozänen Entwicklungsstadien

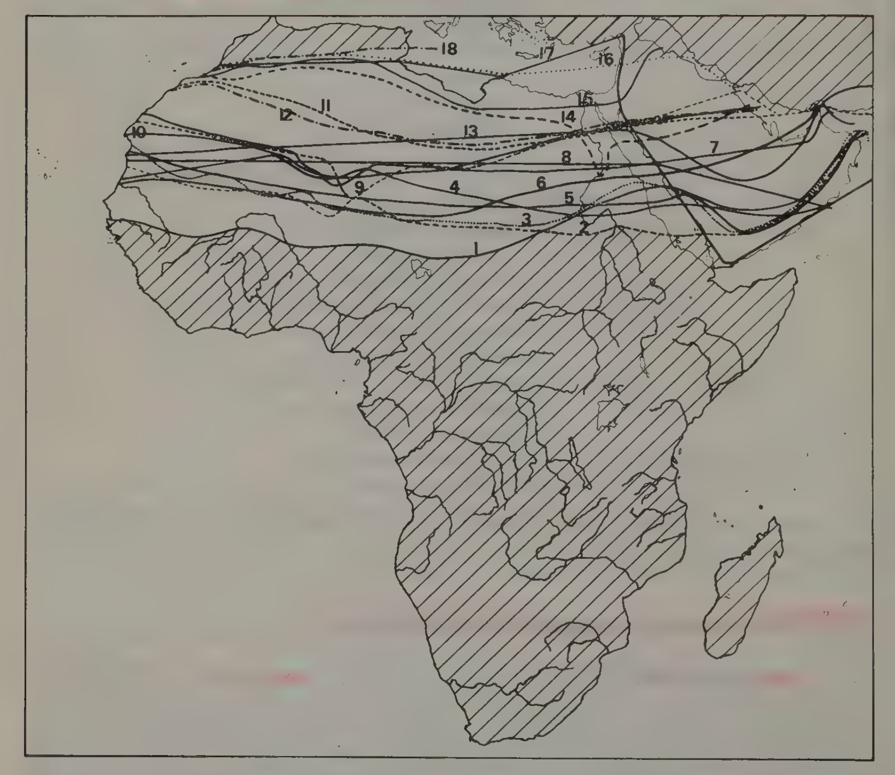


Abb. 36 Von 18 verschiedenen Autoren geforderte Grenzziehung zwischen Aethiopis und Palaearktis im Palaearktisch-aethiopischen Übergangsgebiet (aus Müller 1974)

des Tschadsees herangezogen werden. Während des Jungquartärs lassen sich im Tschadbecken drei Hauptstadien der Seefüllung unterscheiden:

1. das Tschadmeer-Stadium, 22'000 - 8500
2. das Bahr el Ghazal-Stadium, -5000 - 2450
3. das Tschadsee-Stadium.

Das Tschadmeer ist durch die in 340 m liegenden Strandwälle im Tschadbecken gekennzeichnet. Die Strandwälle säumten ein Binnenmeer mit einer Wasseroberfläche von etwa 320000 qkm. Während des Maximalstadiums war die Wasseroberfläche im Tschadbecken nur um ein Viertel kleiner als die Oberfläche des heutigen Kaspischen Meeres (438000 qkm). Zur Zeit des Tschad-Hochstandes wurde der See aus den Zuflüssen der umliegenden Gebirge gespeist. Begrenzt wurde der Hochstand des Tschadmeeres durch den Überlauf des Schari in das Benue-System bei Fianga. Die zahlreichen Aufschüttungsdeltas der Flüsse an der ehemaligen Strandlinie lassen auf eine starke fluviatile Sedimentation während des Tschad-Hochstandes schließen. Die Untersuchungen von Ergenzinger (1967) erlauben eine genaue zeitliche Einordnung des Seespiegelstandes.

Nach den C_{14}-Datierungen dauerte das Tschadmeerstadium von 22000 bis 8500. Der Hochstand des Trou au Natron (See im zentralen Tibesti) wurde nach Faure 1967 (aus Ergenzinger 1968) vor 15000 Jahren erreicht. Zumindest im Spätwürm herrschten im Tibesti in über 2000 m Höhe humidere Verhältnisse als in der Gegenwart (Messerli 1972). Zu dieser Zeit war eine fluviatile Schüttung der Tibestiflüsse in das Tschadmeer möglich.

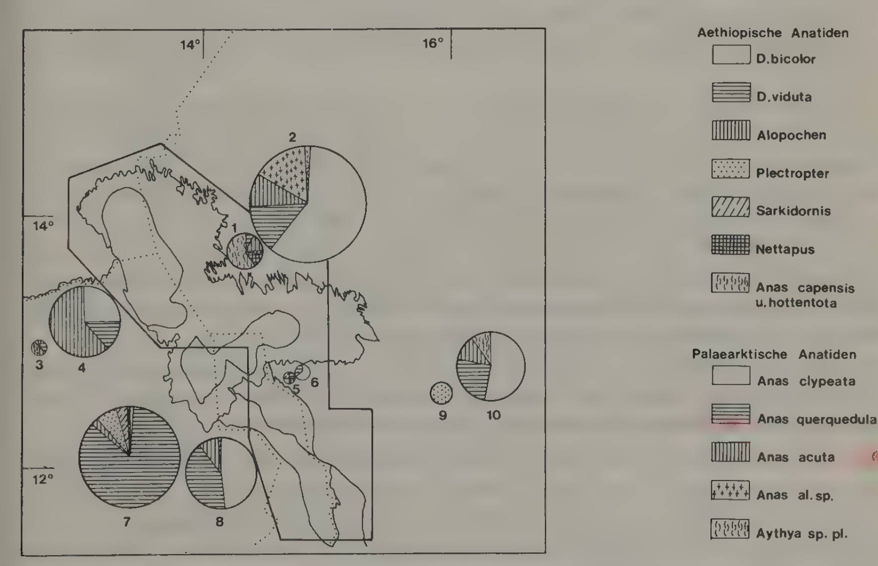


Abb. 37 Herkunft überwinternder Enten im Tschad- und Fitri-Seegebiet (nach Vieillard 1972). Die durchgezogene Linie kennzeichnet das Beobachtungsgebiet

Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Wasserpegelhöchststände von Seen in ariden und semiariden Gebieten nicht unbedingt kausal mit höheren Niederschlägen verbunden sein müssen. HAUDE (1969) konnte z. B. zeigen, daß die Hochstände des Toten Meeres nicht die Annahme von Pluvial-Zeiten während des Pleistozäns erfordern. Allein eine starke Abkühlung soll genügen, um damit „die höchsten Strandlinien des Toten Meeres durch verminderte Verdunstung, vermehrten Abfluß, verlängerte Vegetationszeit, kurzum durch das wiederholte Auftreten von Klimaverhältnissen mit erhöhtem humidem Einschlag, jedoch ohne Niederschlagsvermehrung zu erklären".

Ähnliche Verhältnisse sind auch aus den ariden Kernen der USA bekannt. In der Umgebung von Salt Lake City übersteigt die potentielle Evaporation um ein Vielfaches die Niederschlagshöhe. In den Kaltzeiten des Pleistozäns sank die potentielle Evaporation jedoch infolge der tiefen Temperaturen. Dadurch entstanden in dem abflußlosen Becken eine Reihe größerer Seen, von denen Lake Lahonton (Nevada) und Lake Bonneville (Utah) die größten waren. Zur Zeit des Höchststandes (vor etwa 18 000 Jahren) war der Lake Bonneville 586 km lang, 233 km breit (31 800 km^2) und 300 m tief. In der Postglazialzeit sank der Seespiegel des Süßwassers ständig ab. Die Salzkonzentration stieg dadurch an. Vor 2000 Jahren, als der Seespiegel noch 60 m über dem rezenten großen Salzsee lag (um 18 000 v. Chr. noch 300 m höher), besaß der See bereits hohe Salzkonzentrationen. In der Folgezeit zerfiel der See in mehrere Teilbecken, von denen der große Salzsee als Relikt erhalten blieb (120 km lang, 56 km breit, 5 m mittlere Tiefe).

Zwischen 8500 und 5000 erfolgte ein sehr starker Rückgang des Tschadsees. In dieser Zeit sank der Seespiegel in der Bodelé-Senke um mehr als 60 m. Ab 5000 setzte eine tropische Feuchtzeit ein, die durch das Bahr el Ghazal-Stadium gekennzeichnet ist.

„Von Mauretanien bis zum Sudan, vom Tschad bis in den Mittelmeerraum sind Kennzeichen einer erhöhten Humidität zwischen rund 12 000 bis 2000 v. Chr. durch eine ständig zunehmende Zahl von C_{14}-Daten bekannt geworden" (MESSERLI 1972).

Der Bahr el Ghazal – das heutige Trockental zwischen Tschadsee und Bodelé-Depression – hat sich während der Trockenphase zwischen 8500 und 5000 eingeschnitten. Zur Zeit des Bahr el Ghazal-Stadiums verband er die damaligen beiden Endseen des Tschadbeckens: den im Vergleich zum heutigen Stand etwa 7 m höheren Tschadsee (doppelt so groß wie heute) und den Bodelé-See mit einer Uferlinie in etwa 240 m. Beide Seen wurden von den Strömen des südlichen Tschadbeckens gespeist. Nur die südlichsten Flüsse Wadais durchschnitten den in 340 m Meeresspiegelhöhe liegenden Strandwall des Tschadmeeres und schütteten während des Bahr el Ghazal-Stadiums ein neues Delta in den See.

Die nördlicheren Flüsse erreichten den See nicht mehr. Dieser Seestand wurde nach den C_{14}-Daten von SERVANT 1968 (aus ERGENZINGER 1968) ungefähr um 3000 erreicht. Das Bahr el Ghazal-Stadium reichte von 5000 bis 2450.

Ab 2450 setzte jedoch eine starke Austrocknungsphase ein, in deren Folge der Bodelé-See verlandete und das Tschadsee-Niveau stark zurückging. In dieser Zeit hat sich erst die Sahara in ihrem heutigen Zustand ausgebildet. Die Gegenwart ist geprägt durch die in dieser Trockenphase gebildeten Dünen und das Tschadsee-Stadium (MOREAU 1966). Der Tschadsee in seiner heutigen Gestalt ist als der bescheidene Rest der verschiedenen quartären Seen anzusehen.

Die eigentliche Wüstenfauna Afrikas setzt sich aus zahlreichen Arten zusammen, die zu einem erheblichen Teil auch in den indischen Trockengebieten auftreten. Bei den Pflanzen beträgt der Anteil „saharosindhischer“ Arten 70 %. Diese nahe Verwandtschaft nach Indien liefert auch eine Berechtigung für den Zusammenschluß der orientalischen und aethiopischen Region zum Palaeotropischen Tierreich. Die Übereinstimmungen zwischen Aethiopis und Orientalis sind enger als zwischen beiden und der Holarktis. So kommen z. B. die Säugerfamilien Tragulidae, Rhinocerotidae, Elephantidae, Hyaenidae, Hystricidae, Manidae, Pongidae, Cercopithecidae und Lorisidae, die Vogelfamilien Nectariniidae, Pycnonotidae, Pittidae, Indicatoridae, Bucerotidae und Pterochidae, die Reptilienfamilien Chamaeleontidae und die Amphibienfamilie Rhacophoridae in beiden Regionen vor, während die Zahl endemischer Vogelfamilien sowohl für die Aethiopis (nur 4 von 67 Familien) als auch für die Orientalis (nur Irenidae) klein ist.

267 Vogelgattungen kommen sowohl in der aethiopischen als auch in der orientalischen Region vor. Von aethiopischen Vogelarten erreichen 69 Indien und 63 Europa (Moreau 1966).

In den indischen Wüsten erreicht der Anteil an palaearktischen Säugetieren fast 50 % (Prakash 1974).

Säugetier-ordnung	Artenzahl in der Indischen Wüste	Palaearktische Arten	Orientalische Arten	Palaearktische Arten in %
Insectivora	3	3	—	100 %
Chiroptera	11	4	7	36 %
Primates	2	—	2	—
Pholidota	1	—	1	—
Carnivora	13	9	4	69 %
Artiodactyla	4	2	2	50 %
Lagomorpha	1	—	1	—
Rodentia	16	7	9	44 %
Total	51	25	26	49 %

Ein ähnlich breites Übergangsgebiet wie das nordafrikanische befindet sich zwischen Palaeotropis und Holarktis auch im chinesischen Gebiet. Durch menschliche Beeinflussung sind hier die ursprünglichen subtropischen Wälder weitgehend vernichtet worden. An offene Landschaften angepaßte Arten haben teilweise die Stelle der ursprünglichen Waldfauna eingenommen. Die Tierwelt von Formosa, das während der Eiszeiten mit dem Festland verbunden war, zeigt eine ausgeprägte Mischung orientalischer und palaearktischer Arten.

4.1.4 Südhemisphärische Übergangsgebiete

Auch auf den Südkontinenten, vor allem an den Südspitzen von Südamerika und Neuseeland, treten Übergangsgebiete auf, die untereinander und mit dem „Alten

Süden“, der Archinotis, enge Verwandtschaftsbeziehungen, die in den letzten Jahren aus phylogenetischer Sicht intensiv untersucht wurden (Brundin 1965, 1966, 1972, Illies 1965 u.a.), aufweisen. Während die meisten der hier gegenwärtig vorkommenden terrestrischen Wirbeltiere (z.B. der Antarktispiper auf Grahamland und den Süd-Orkney-Inseln oder die Kiwis auf Stewart-Island von Neuseeland) nächste verwandtschaftliche Beziehungen zu nördlichen Populationen besitzen, weisen zahlreiche ältere Wirbellosen- und Pflanzengruppen ebenso wie die Pinguine auf eine enge Verwandtschaft der Kontinent-Südspitzen hin. Plecopteren, Chironomiden und bereits im frühen Tertiär vorhandene Krebsfamilien (Syncarida) rechtfertigen den Anschluß dieser südlichen Übergangsgebiete zum alten Süden (= Archinotis), der bereits von Biogeographen des vergangenen Jahrhunderts als Tierreich gefordert und durch zahlreiche wohlbegründete Beispiele von Tiergeographen unseres Jahrhunderts bestätigt wurde. Während die phylogenetischen Beziehungen über den Südpazifik hinweg immer deutlicher werden, sind wir in der Diskussion der Frage, wie die rezenten Verbreitungsbilder der Verwandtschaftsgruppen zustandekamen, weitgehend auf gesicherte geophysikalische Untersuchungsergebnisse und Koinzidenzschlüsse angewiesen.

4.1.5 Die Holarktis

Über die Verwandtschaftsbeziehungen holarktischer Taxa und über die Abgrenzung der Holarktis ist seit de Candolle (1855), Engler (1879) und Kobelt (1897) ein umfassendes Material zusammengetragen worden, das in übersichtlicher Anordnung und anregender Theorienbildung erstmals in Reinigs (1936) „Holarktis“ seinen Niederschlag fand. Was in späterer Zeit biogeographisch weiterentwickelt, teilweise auch völlig neu durchdacht werden mußte, trägt Züge, die in diesem Werk zumindestens bereits angedeutet waren.

Bezeichnende Tiergruppen der Holarktis sind u.a. die Maulwürfe (Talpidae), die Gattung Bison, die Biberartigen (Castoridae), die Ochotonidae, die Zapodidae, die Hechte (Esocidae), die Süßwasserkrebse Astacidae, die Fische der Unterfamilie Leuciscinae, die Hummelgattung *Cullumanobombus*, die Schmetterlingsgattungen *Colias* (*Colias croceus* in der Palaearktis und *Colias eurytheme* in der Nearktis) und *Choristoneura* (Tortricidae; an Coniferen), die in Ostasien und Nordamerika vorkommenden Riesensalamander (Cryptobranchidae), die eigentlichen Salamander (Salamandridae), die Olme (Proteidae) und die Vogelfamilie Alcidae.

Zu holarktisch verbreiteten Tierarten gehören z.B. der Wolf (*Canis lupus*, mit 12 palaearktischen und 24 nearktischen Rassen), die Nordische Wühlmaus (*Microtus oeconomus*), die ganz Eurasien und den nordwestlichen Teil der Nearktis bewohnt, und die Spitzmäuse der *Sorex araneus-arcticus*-Gruppe. Die nahe Verwandtschaft nearktischer und palaearktischer Gebiete wird besonders auffallen, wenn man einmal Gelegenheit hat, in beiden Freilandbeobachtungen durchzuführen. Bei einer Exkursion in die Umgebung von Montreal oder Quebec in Kanada wird ein mitteleuropäischer Ornithologe eine große Zahl ihm aus Deutschland bekannter Vogelarten antreffen (u.a. die Stockente *Anas platyrhynchos*, die Löffelente *Spatula clypeata*, den Rauhfußkauz *Aegolius funereus*, den Habicht *Accipiter*



Abb. 38 Überwiegend holarktische Verbreitung der Urodelen mit Artenzentren in der Nearktis und Mittelamerika sowie „Ausläufern“ nach Südamerika

gentilis, den Rauhfußbussard *Buteo lagopus*, den Steinadler *Aquila chrysaetos*, die Kornweihe *Circus cyanus*, den Wanderfalken *Falco peregrinus*, das Grünfüßige Teichhuhn *Gallinula chloropus*, den Kibitz *Vanellus vanellus*, die Uferschwalbe *Riparia riparia*, die Rauchschwalbe *Hirundo rustica*, den Kolkraben *Corvus corax*, den Waldbaumläufer *Certhia familiaris*, den Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*, den Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, den Seidenschwanz *Bombycilla garrulus*, den Raubwürger *Lanius excubitor* und die nach Nordamerika eingeschleppten Stare *Sturnus vulgaris* und Haussperlinge *Passer domesticus*), daneben fallen ihm jedoch Tyranniden (u.a. *Tyrannus tyrannus*), eine Kolibriart (*Archilochus colubris*), Vireoniden (u.a. *Vireo flavoviridis, Vireo philadelphicus*), Paruliden (mit den Gattungen *Mniotilta, Vermivora, Parula* und *Dendroica*), Icteriden (mit den Gattungen *Dolichonyx* und *Sturnella*) und nicht zuletzt Thraupiden (u.a. *Piranga*) auf, die ihm aus der alten Welt unbekannt sind. Ähnliche Beobachtungen können auch bei den Säugetieren gemacht werden. Bei den mitteleuropäischen und nordamerikanischen Reptilien gibt es jedoch auf Artniveau keine Übereinstimmungen. Anders verhält es sich auf Gattungsniveau (Genera *Natrix, Coluber, Elaphe, Agkistrodon*).

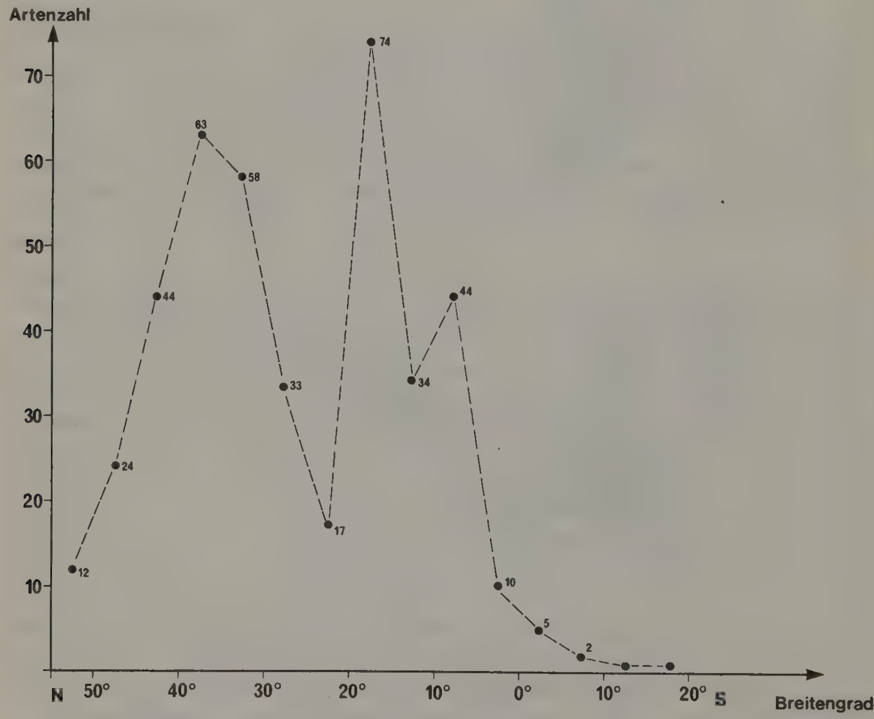


Abb. 39 Artenzahl nearktischer und neotropischer Salamander in Abhängigkeit vom Breitengrad (nach Angaben von Wake 1970)

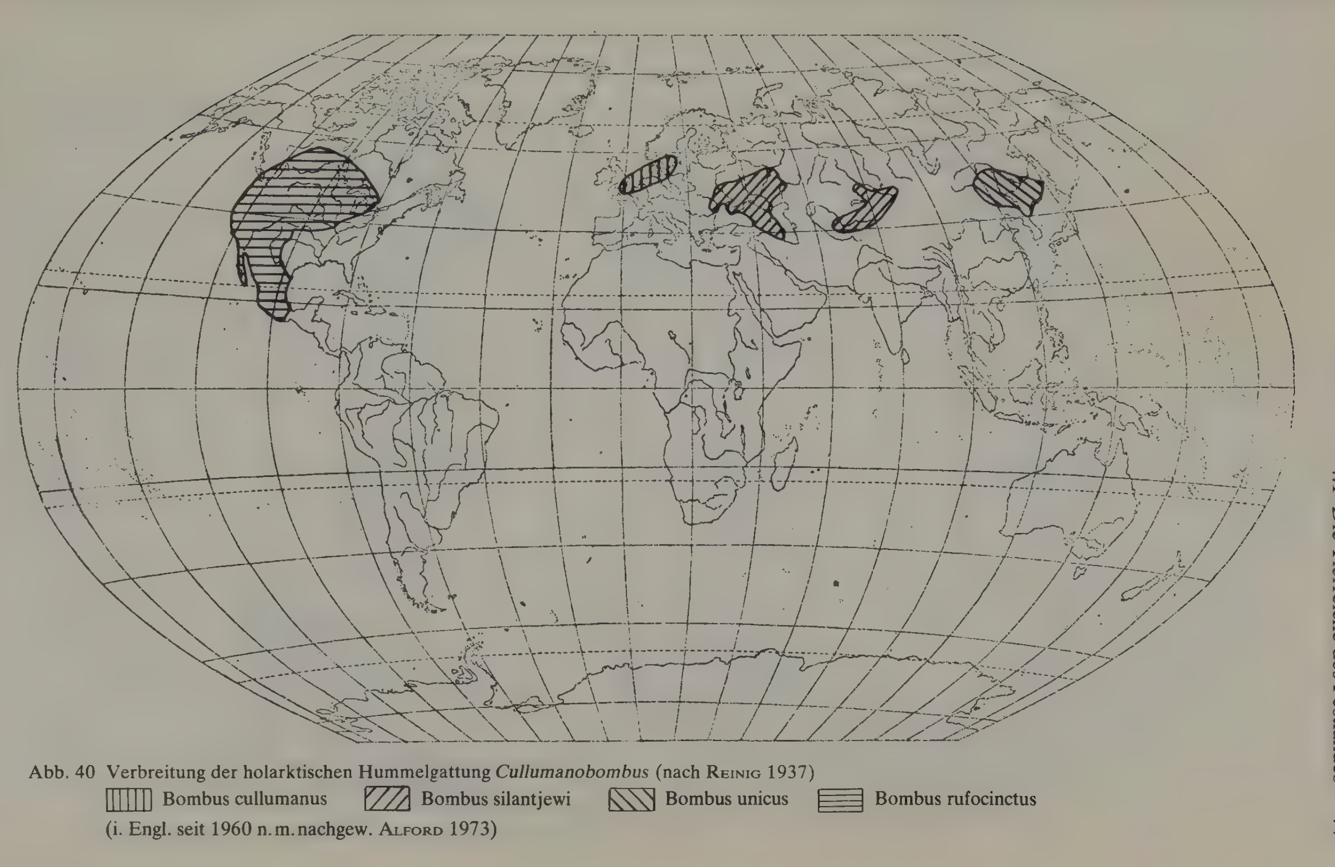


Abb. 40 Verbreitung der holarktischen Hummelgattung *Cullumanobombus* (nach Reinig 1937)
Bombus cullumanus — Bombus silantjewi — Bombus unicus — Bombus rufocinctus
(i. Engl. seit 1960 n. m. nachgew. Alford 1973)



Abb. 41 Palaearktisch-nearktische Arealdisjunktion der pelobatinen Frösche (Pelobatinae)

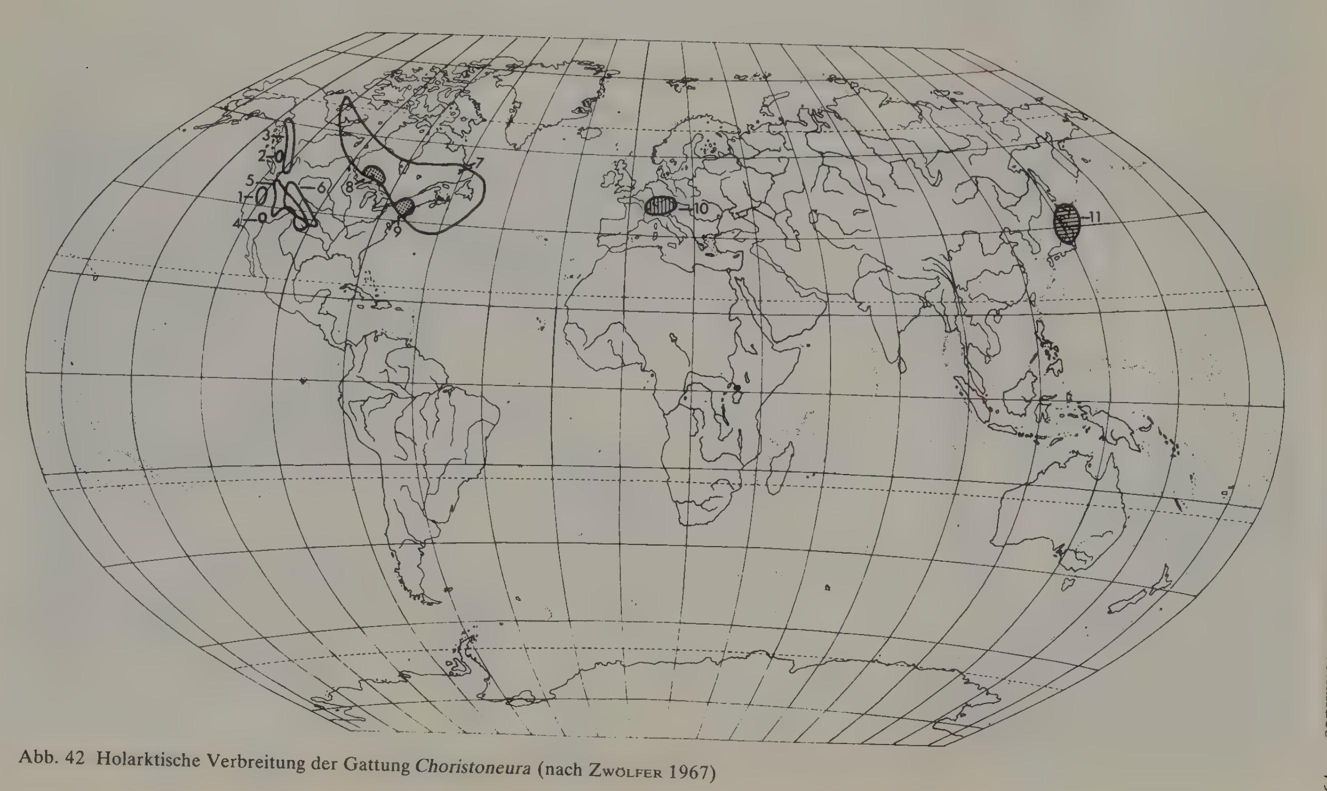


Abb. 42 Holarktische Verbreitung der Gattung *Choristoneura* (nach ZWÖLFER 1967)

Eine Monographie der holarktischen Sesiiden (Lepidoptera), basierend auf dem phylogenetisch-systematischen Argumentationsschema von HENNIG (1957, 1960, 1969), zeigt die enge Verwandtschaft Nordamerikas und Eurasiens (NAUMANN 1969). Gründe für diese nahe Verwandtschaft sind in der historischen Entwicklung und in ökologisch ähnlichen Lebensräumen (durchziehender Tundren- und Taigagürtel u. a.) zu suchen.

Zahlreiche Pflanzengruppen besitzen den holarktischen Verbreitungstyp (u. a. Aceraceae, Betulaceae, Caryophyllaceae, Cruciferae, Fagaceae, Juglandaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Salicaceae, Saxifragaceae, Umbelliferae), und auch auf Artniveau ist er häufig (u. a. *Equisetum arvense, Cardamine pratensis, Zostera marina, Angelica*). Die letzte landfeste Verbindung zwischen Nordamerika und Eurasien über die Beringstraße bestand noch im Würmglazial und ermöglichte einen Faunen-, Floren- und letztlich auch Kulturaustausch zwischen den heute getrennten Gebieten.

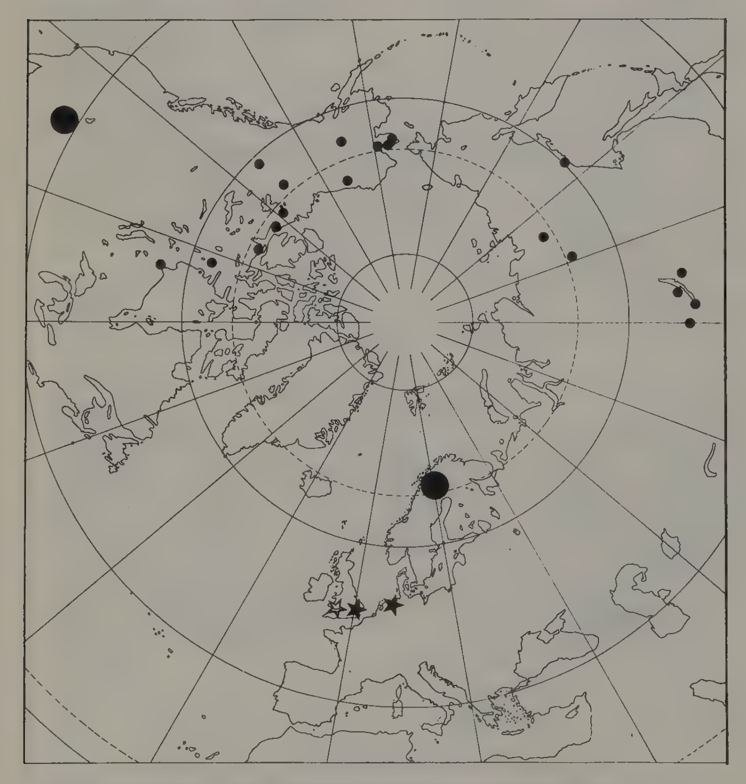


Abb. 43 Holarktisches Areal des Käfers *Bembidion dauricum* (nach LINDROTH). Im Pleistozän kam die Art auch in England und Norddeutschland vor. Aus dem nordwestlichen Nordamerika und Skandinavien sind kurzflüglige (brachyptere) Populationen bekannt

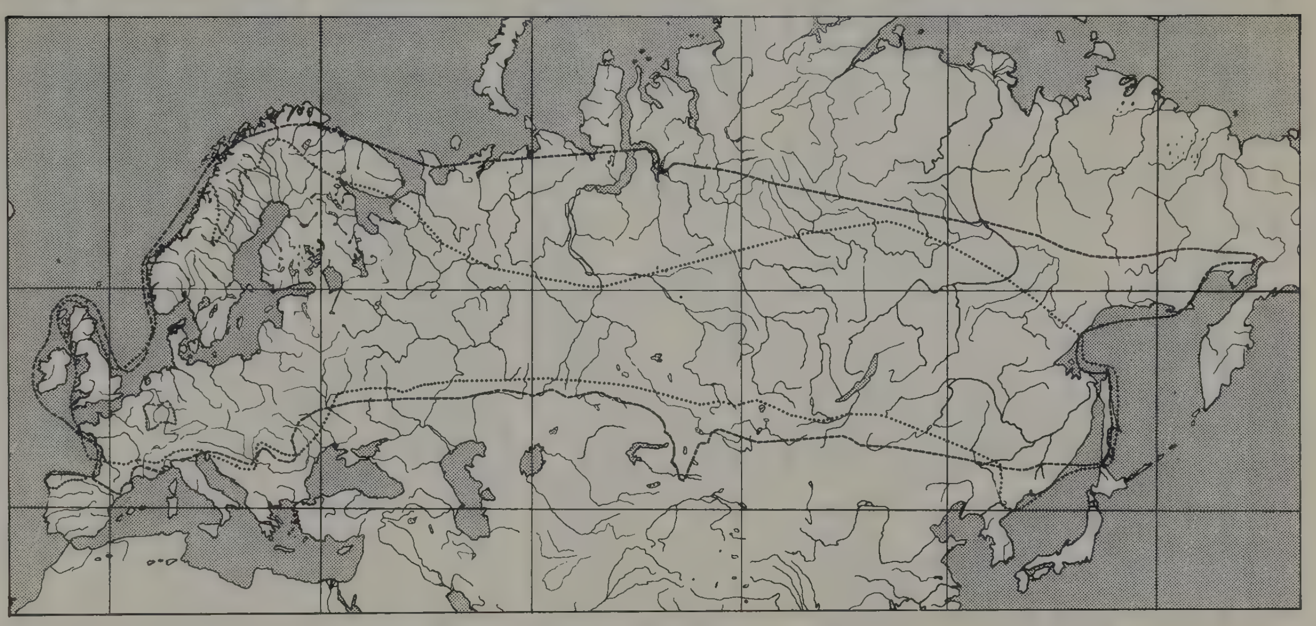


Abb. 44 Palaearktische Areale der Kreuzotter (*Vipera berus* . . .) und Waldeidechse (*Lacerta vivipara* ___)

KURTÉN (1973) nimmt nicht nur würmglaziale Wanderwege über Beringia an, um die Verwandtschaftsbeziehungen z.B. der Braunbären (*Ursus arctos*) Eurasiens und Nordamerikas zu erklären, sondern ist der Auffassung, daß die nearktischen und eurasiatischen Riesenformen von *Ursus arctos,* der Kamtschatka- und Kodiak-Bär, Relikte einer ursprünglich in Beringia heimischen breitschädeligen Ausgangspopulation sind.

Arten der eurasiatischen Tundren (u.a. das Rentier), der Taiga (u.a. der Dreizehenspecht) und der sommergrünen Laubwälder (u.a. der Rothirsch) werden in Nordamerika durch nächstverwandte Arten oder Rassen (= Vikarianz) vertreten. Wie ILLIES (1971) zeigte, ist die faunistische Übereinstimmung der Nordkontinente weit größer als jene der Südkontinente und steigt mit zunehmender nördlicher Breitenlage. Trotz dieser Übereinstimmungen gibt es jedoch in der Nearktis und Palaearktis eine Reihe bemerkenswerter Endemiten, die darauf hinweisen, daß die Faunen eine stärkere und in einigen Fällen auch schnellere Eigenentwicklung auf den Nordkontinenten durchliefen als die Pflanzen. Obwohl jedoch die faunistischen Unterschiede zwischen Nearktis und Palaearktis größer sind als die floristischen, ist es nicht berechtigt, beide als eigenständige Reiche, sondern nur als Regionen der Holarktis aufzufassen. Die engen Verwandtschaftsbeziehungen der nearktischen und palaearktischen Avifauna führt MAYR (1963) auf unterschiedlich alte eurasiatische Einwanderungsgruppen in Nordamerika zurück. Zu den ältesten eurasiatischen Immigranten in Nordamerika zählt er die Gruidae, Strigidae, Columbidae, Cuculidae, Corvidae, Turdidae und Odontophorinae – zu den jüngsten die Tytonidae, Alaudidae, Hirundinidae, Certhiidae, Sylviidae, Laniidae und Fringillidae.

Auf die Nearktis beschränkte Tiergruppen sind unter den Säugern die Nagerfamilien Aplodontidae, die Geomyidae und Heteromyidae (die allerdings ähnlich wie die Soricidae auch im nördlichen Südamerika vorkommen), der Gabelbock (Antilocapridae), unter den Reptilien die kalifornischen Anniellidae, die an die Trockengebiete der südwestlichen USA und Mexiko angepaßten Helodermatidae, die in den Gebirgen Mittelamerikas weit nach Süden vorstoßenden Gerrhonotinae und unter den Amphibien die isoliert stehenden, früher mit den neuseeländischen „Urfröschen" (Leiopelmatidae) vereinigten Ascaphidae und die Schwanzlurchfamilien Ambystomidae (mit dem berühmten Axolotl), Amphiumidae und Sirenidae. Die nord- und mittelamerikanischen Truthühner (Meleagridae) wurden früher als „nearktische Vogelfamilie" gewertet (zum Problem vgl. MÜLLER 1973).

Wie die Nearktis besitzt die Palaearktis ebenfalls eine Reihe kennzeichnender Tiergruppen. Hierzu gehören die sibirischen Winkelzahnmolche (Hynobiidae), die bis zu den Philippinen ausstrahlenden Scheibenzüngler (Discoglossidae), die eigentlichen Blindschleichen (Anguinae), die Braunellen (Prunellidae), die Schläfer (Glirinae), die Spalacidae, die nur durch eine Art vertretene Nagerfamilie Seleviniidae, die zu den Kleinbären gehörenden Pandas (Ailurinae) und die Gemsen (Rupicaprinae).

4.1.6 Die Neotropis

Die Neotropis umfaßt Südamerika, die Antillen und große Teile des tropischen Mittelamerika. Sie besitzt eine außerordentlich endemiten- und artenreiche Tier- und Pflanzenwelt (Endemische Pflanzenfamilien u. a. Marcgraviaceae, Nolanaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Tropaeolaceae; endemische Palmengattungen, z.B. *Jubaea* und *Mauritia*). Unter den Tieren sind endemisch die Beuteltierfamilien Didelphidae (wobei hier zu bemerken ist, daß das *Opossum* in historischer Zeit weite Teile von Nordamerika erobern konnte) und Caenolestidae, die Ameisenbären (Myrmecophagidae), die Faultiere (Bradypodidae), die Gürteltiere (Dasypodidae), die Breitnasenaffen (Ceboidea), die Nagerfamilien Caviidae, Hydrochoeridae, Dinomyidae, Dasyproctidae, Chinchillidae, Capromyidae, Octodontidae, Ctenomyidae, Abrocomidae und Echimyidae, die Nabelschweine (Tayassuidae) und die Fledermausfamilien Desmodontidae, Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae und Phyllostomatidae. Auf die Antillen sind die Schlitzrüßler (Solenodontidae) beschränkt. Es darf als sicher angenommen werden, daß der gesamte Säugerartenbestand dieses Reiches noch gar nicht erfaßt ist. Das gilt nicht in dem gleichen Sinne für die Vögel, obwohl auch hier noch in jüngster Zeit neue Arten beschrieben wurden.

Allein 2926 Vogelarten kommen in zwei endemischen Ordnungen (den Nandus = Rheiformes und den Steißhühnern = Tinamiformes) und 31 endemischen Familien in Südamerika vor (Rheidae, Tinamidae, Cochleariidae, Anhimidae, Cracidae, die mit den Kuckucken verwandten Opisthocomidae, Cariamidae, Psophiidae, Aramidae, Eurypygidae, Thinocoridae, Nyctibiidae, Steatornithidae, Bucconidae, Galbulidae, Ramphastidae, Dendrocolaptidae, Furnariidae, Pipridae, Cotingidae, Formicariidae, Conopophagidae, Rhinocryptidae, Rupicolidae, Phytotomidae, Oxyruncidae, Coerebidae, Tersinidae, Catamblyrhynchidae). Endemisch für die Westindischen Inseln ist die Familie Todidae.

Zahlreiche südamerikanische Familien erreichen ihre Nordgrenze an der Sierra Madre do Sul in Mexiko (u.a. die Tukane). Die für die Neue Welt endemischen Kolibris kommen in 242 Arten allein in Südamerika vor, wo sie von den höchsten Erhebungen der Anden (u.a. dem auf die Páramos beschränkten *Oxypogon guerinii*) bis ins amazonische Tiefland (u.a. *Calliphlox amethystina*) alle Lebensbereiche besiedeln, auffallenderweise aber auf den Galapagos fehlen.

15 Kolibriarten erreichen die Vereinigten Staaten von Nordamerika, wobei die weitgehend allopatrisch verbreiteten *Selasphorus rufus* (Westen) und *Archilochus colubris* (Osten) bis zur Lorenz-Strommündung bzw. bis zum südwestlichsten Alaska vordringen. Die ökologische Anpassung der Kolibris an blühende Pflanzen (Beispiele für Koevolution) und physiologische Adaptationen an die unterschiedlich hoch gelegenen Lebensräume verdeutlichen die evolutiven Fähigkeiten dieser Vogelgruppe.

Unter den Säugern fallen besonders die sonst nur in der Australis vorkommenden Beuteltiere (87 Arten, 2 Gattungen, 2 Familien), die endemischen Edentaten mit den Faultieren (Bradypodidae, mit den Arten *Bradypus boliviensis, B. infuscatus, B. tridactylus, B. torquatus, Choloepus didactylus, Ch. hoffmanni*), den Ameisen-

bären mit den Gattungen *Myrmecophaga, Tamandua* und *Cyclopes* und Gürteltiere (20 Arten), die Breitnasenaffen, die Baumstachler, die Chinchillas, die Nabelschweine und der hohe Anteil an endemischen Fledermausfamilien auf. Die Hirsche (Cerviden) kommen in 11 Arten (*Odocoileus virginianus, Blastocerus dichotomus, Ozotoceros bezoarticus, Hippocamelus antisensis, Hippocamelus bisulcus, Mazama americana, M. chungi, M. gouazoubira, M. rufina, Pudu pudu, P. mephistophiles*) von den Páramos in Kolumbien und Ecuador (*Pudu mephistophiles*), den Nothofaguswäldern von Argentinien und Chile (*Pudu pudu*), der Puna der Zentralanden (*Hippocamelus antisensis*) bis in die Überschwemmungscampos der Insel Mexiana im Amazonasdelta vor (*Mazama gouazoubira mexianae*).

Jaguar, Puma, Klapperschlangen und Weißwedelhirsche sind Arten, deren Vorfahren erst während der Eiszeiten von Norden her einwanderten, als im Verlauf der nordandinen Hebung die Panamastraße landfest wurde (Simpson 1950, Müller 1973). Während langer Zeiten des Tertiärs war Südamerika ein Inselkontinent.

Unter den Reptilien fällt das Vorherrschen der Schlangenhalsschildkröten, der sonst nur auf Madagaskar, den Fidji- und Tonga-Inseln vorkommenden Leguane, der Korallenschlangen (*Micrurus, Leptomicrurus, Micruroides*), der Lanzenottern (*Bothrops, Lachesis*), der Riesenschlangen (Boinae) und Kaimane auf. Die giftigen Korallenschlangen erreichen in 2 Arten (*Micrurus fulvius, Micruroides euryxanthus*) noch die USA, während *Bothrops* und *Lachesis* auf die Neotropis beschränkt sind.

Über 690 Schlangen- und Eidechsenarten sind Endemiten von Süd- und Mittelamerika (Müller 1973).

Bei den Amphibien überwiegen die Laubfrösche (Hylidae), die Schreifrösche (Leptodactylidae) und die Atelopodidae an Artenzahl. Von besonderem historisch-biogeographischen Interesse sind die wasserlebenden *Pipa*-Arten, die mit den afrikanischen Krallenfröschen zur Familie Pipidae gehören. Auffallend ist das Brutpflegeverhalten vieler südamerikanischer Frösche. Schlammnest- (u.a. *Hyla faber*) und Blattnestbau (u.a. *Phyllomedusa*) bis hin zum Tragen der Eier oder Jungen auf dem Rücken (u.a. *Hyla goeldii, Pipa pipa, Dendrobates*) oder in besonderen Bruttaschen (u.a. Beutelfrösche der Gattung *Gastrotheca*) sind nur einige ihrer Brutpflege-Besonderheiten.

Die echten Frösche (Ranidae) haben nur mit einer Art, die lungenlosen Molche mit 12 Arten (eine in Amazonien, alle anderen in Kolumbien) Südamerika erreicht.

Die Welse sind durch die endemischen Panzerwelse (Callichthyidae) und die Harnischwelse (Loricaridae) vertreten. Callichthyiden sind fossil aus dem Tertiär von Argentinien (*Corydoras revelatus* aus der Provinz Jujuy) bekannt. Gegenwärtig kennen wir 94 Arten (*Corydoras* mit 83 Arten, *Callichthys, Cascadura* und *Cataphractops* mit jeweils einer Art, *Dianema* und *Brochis* mit zwei Arten und die Gattung *Hoplosternum* mit vier Arten).

Die in Süd- und Mittelamerika weitverbreiteten Buntbarsche (Cichliden, 260 Arten, 26 Gattungen), finden wir im Gegensatz zu den Callichthyiden auch auf den Antillen, in Afrika, Madagaskar und Indien. Dieser Verbreitungstyp stimulierte bereits Eigenmann (1909) und Ihering (1927) zur Rekonstruktion hypotheti-

scher Kontinente und Landbrücken. Fossilbefunde und die Tatsache, daß manche Cichliden (u. a. *Aequidens pulcher, Geophagus brasiliensis, Geophagus surinamensis, Cichlasoma maculicauda, Petenia kraussi*) Brack-, ja sogar Meerwasser ertragen können (Arten der Gattung *Tilapia* und *Cichlasoma haitiensis* wurden in einem Salzsee von Haiti gefangen), zwingen heute zu größter Zurückhaltung gegenüber diesen Thesen. Ähnlich wie die Cichliden, zeigen auch andere der etwa 2700 südamerikanischen Fischarten und deren Parasiten bemerkenswerte Beziehungen zu Afrika (Characidae; Osteoglossidae mit dem über 3 m lang werdenden *Arapaima gigas*; Südamerikanischer Lungenfisch, *Lepidosiren paradoxa*).

Bei wirbellosen Tiergruppen (u. a. Tausendfüßlern, Spirostreptiden, den Ostracoden, den Bathynellacea, den Spinnentieren, den Chironomiden, den Plecopteren, den Onychophoren, den Mollusken) bestehen nahe Verwandtschaftsbeziehungen zu Afrika und den übrigen Südkontinenten.

Während des Pleistozäns kam es in Südamerika zu Vegetationsverschiebungen. Die amazonische Hylaea wurde während einiger Phasen von Savannenstraßen zerrissen (HAFFER 1974, MÜLLER 1968, 1971, 1972, 1973, VAN DER HAMMEN 1974). Eine im tropischen Süd- und Zentralamerika auch pollenanalytisch nachgewiesene Expansionsphase der „offenen Landschaften" führte letztmals im Postglazial zu einer verstärkten Isolation der Regenwälder und der an sie adaptierten Faunen. Campo- und Savannenarten dringen während dieser Zeit „zum letztenmal" nach



Abb. 45 Neotropisch-palaeotropische Arealdisjunktion der Fischfamilie Cichlidae

Amazonien ein, und Arten der brasilianischen Restinga, wie der kleine Erdleguan *Liolaemus occipitalis*, der streng an die Dünen gebunden ist, wanderten vermutlich während der Dünenbildungsphase der Submergencia Ilha do Mel (um 3000 v. Chr.) von Rio Grande do Sul nordwärts bis zur Insel von Florianopolis (Müller 1973). Anfang und Ende dieser Ariditätsphase sind durch Feuchtphasen mit Waldexpansionen, die bis in unsere gegenwärtige Zeit anhalten, gekennzeichnet. Während vorausgegangener quartärer Ariditätsphasen dürfte ein analoger Mechanismus funktionsfähig gewesen sein (näheres bei Müller 1973). Seit der Jüngeren Dryaszeit setzte durch vertikale Verschiebung der Vegetationsformationen eine verstärkte Isolation der Montanwald- und hochandinen Faunen ein, die im Würm basimontanere Lebensräume besiedelten. Ähnlich wie in Afrika (vgl. Moreau 1966) ist ein Großteil der subspezifischen Differenzierung der südamerikanischen Montanwaldfaunen auf diese etwa 8000 v. Chr. einsetzende Montanwaldisolationsphase zurückführbar. Die in den trockenen, feuchten, kühlen und warmen Phasen des Pleistozäns alternierend ablaufenden Biochorenverschiebungen schufen Isolate, in denen der genetische Umbau für den rezenten Artenreichtum und die Artenzusammensetzung der neotropischen Regenwälder geschaffen wurde. Die Vermutung, daß diese Dynamik nicht auf das Pleistozän beschränkt gewesen sein muß, liegt nahe und ist durch paläontologische Befunde wahrscheinlich gemacht worden. Aber erst über die Erhellung der jüngsten Vergangenheit werfen wir auch Licht auf die ältere.

4.1.7 Die Australis

Ähnlich wie die Neotropis zeichnet sich auch die Australis durch eine endemitenreiche Tier- und Pflanzenwelt aus. Zum Tierreich Australis gehören neben dem seit dem frühen Mesozoikum von Asien getrennten australischen Festland und Tasmanien die Regionen von Neuguinea, Neuseeland, Neukaledonien, Ost-Melanesien, Mikronesien, Ost-Polynesien und Hawaii. Aufgrund der Wirbeltiere ist eine Zuordnung von Neuguinea zu Australien, wie sie von älteren Autoren vorgeschlagen wurde, eindeutig gesichert. Das gilt jedoch nicht im gleichen Umfang für die Fidji-Inseln, die Salomonen, Mikronesien, Ostpolynesien (und Osterinseln) und Hawaii, die aufgrund ihrer abgeschiedenen Lage eine sehr starke Eigenentwicklung durchliefen und teilweise ebenso stark palaeotropisch wie australisch geprägt wurden.

Die nahe Verwandtschaft zwischen Neuguinea und Australien wurde bedingt durch mehrfaches eustatisches Trockenfallen der Torresstraße. Die letzte landfeste Verbindung zwischen Australien und Neuguinea wurde erst vor 8000 bis 6500 Jahren unterbrochen. Während des Pleistozäns kam es mehrmals zu einem Faunenaustausch zwischen Australien und Neuguinea. *Homo sapiens* hat die Australis bereits vor mindestens 30 000 Jahren über See erreicht. Die Hochgebirge Neuguineas waren im Pleistozän vergletschert (Löffler 1970, 1972). In den Regenwäldern von Neuguinea ist bei Invertebraten ein hoher Anteil palaeotropischer Waldarten vorhanden. Australien und die innerhalb der 200-Meter-Meerestiefenlinie gelegenen Inseln sind durch ihre Wirbeltiergruppen bereits frühzeitig

gekennzeichnet worden. Neben den Kloaken- und Beuteltieren und dem vom Menschen eingeführten Dingo (*Canis familiaris dingo*) gibt es sowohl in Neuguinea als auch in Australien zahlreiche endemische höhere Säugerarten (Placentalia). Eine zahlenmäßige Gegenüberstellung von Beuteltieren und Placentaliern von Australien und Neuguinea hat KEAST (1968) gegeben.

Australis

	Gattungen	Arten	Anteil an der Fauna
Monotremata	3	5	1,3 %
Marsupialia	60	145	39,6 %
Placentalia	51	214	59,1 %

Neuguinea

	Gattungen	Arten	Endemiten
Monotremata	2	3	2
Marsupialia	24	50	33
Placentalia	45	122	93
Gesamt-Fauna	71	175	128

Die Fischfauna besitzt zwar keine primären Süßwasserfische, aber bemerkenswerte Endemiten (WHITLEY 1959). Unter ihnen sind besonders die obligatorischen Süßwasserlaicher erwähnenswert:

Neoceratodus forsteri *Macquaria* *Plectroplites* *Gadopsis*
Melanotaeniidae *Percalates* *Maccullochella*

Aufgrund ihrer artenreichen Avifauna wurde die Australis (= Notogaea) auch Ornithogaea genannt und erhielt wegen ihrer zahlreichen Sittich- und Papageienarten im 17. Jahrhundert den Namen „Terra psittacorum“. Mit 464 Vogelarten ist Australien jedoch wesentlich artenärmer als z.B. die Aethiopis (1481 Arten) oder etwa Südamerika. Endemische Vogelfamilien der Australis sind die Laubenvögel (Ptilonorhynchidae), die an offene Landschaften angepaßten Emus (Dromicidae), die waldbewohnenden Kasuare (Casuaridae), die Leierschwänze (Menuridae), die durch eine außergewöhnliche Brutpflege gekennzeichneten Großfußhühner (Megapodiidae), die Honigfresser (Meliphaginae), die Mistelfresser (Dicaeidae), die Zwergschwalme (Aegothelidae), die flugunfähigen Dickichtvögel (Atrichornithidae), die Flötenvögel (Cracticidae), die Drosselstelzen (Grallinidae), die Pedionominae, die Loriinae, die Kakatoeinae und die Paradisaeidae.

35 % der gesamten australischen Vogelfauna werden von diesen endemischen Gruppen gestellt (KEAST 1961). Die einzelnen Verbreitungstypen der chorologisch gut bearbeiteten Avifauna dienten mehreren Autoren als Grundlage für subregionale Gliederungsvorschläge der Australis. Bei den tiergeographisch wichtigen Amphibien fällt neben dem Fehlen ganzer Ordnungen (Urodelen) das Vorherrschen der Hyliden und Leptodactyliden auf (ähnlich Südamerika).

Amphibienfauna Australiens (nach Main, Littlejohn und Lee 1959)

Familie	Genera	Arten
Ranidae	*Rana*	1
Microhylidae	*Spenophryne*	2
	Cophixalus	1
Hylidae	*Hyla*	44
Leptodactylidae	*Lechriodes*	1
	Mixophys	1
	Cyclorana	8
	Adelotus	1
	Heleioporus	5
	Neobatrachus	5
	Limnodynastes	8
	Philoria	2
	Notaden	2
	Glauertia	3
	Uperoleia	2
	Crinia	15
	Myobatrachus	1
	Metacrinia	1
	Pseudophryne	9
		112

Endemisch australische Reptilien sind die hauptsächlich auf Neuguinea vorkommenden Carettochelyidae und die Pygopodidae. Auffallend ist das Fehlen der Viperiden und das Vorherrschen der Giftnattern (Elapidae). Die Schlangenhalsschildkröten (Chelidae) kommen ausschließlich in Australien und Südamerika vor und finden eine fossile Parallele in den Meiolaniiden, ausgestorbenen Landschildkröten Australiens und Südamerikas.

Familie	Austral. Genera	Austral. Arten	Genera (gesamt)	Arten (gesamt)
Chelidae	4	13	10	30
Agamidae	8	30	30	280
Gekkonidae	14	35	70	700
Pygopodidae	8	13	8	14
Scincidae	10	120	40	600
Varanidae	1	15	1	24
Typhlopidae	1	19	4	200
Boidae	3	8	22	57
Elapidae	15	70	30	300
Crocodylidae	1	2	3	13

Einige Invertebratengruppen der Australis besitzen alte südhemisphärische Verwandtschaftsbeziehungen (u. a. die seit dem Karbon bekannten Krebse Anaspida-

cea, die Zikadenfamilie Peloriidae, die Steinfliegenfamilie Gripopterygidae und Zuckmückenfamilie Aphroteniidae; vgl. u.a. SCHMINKE 1973, 1974).

Neukaledonien besitzt unter seinen 68 Vogelarten eine endemische Familie, die Kagus (Rhynochetidae). Für 18 Vogelarten ist gesichert, daß sie Neukaledonien von Australien her besiedelten. Hierzu gehören u.a. die Segler der Familie Aegothelidae. Bemerkenswert sind die sechs endemischen Riesengeckos der Gattung *Rhacodactylus* und der große Endemitenreichtum unter den Invertebraten. Amphibien, einheimische Säugetiere (mit Ausnahme von Chiropteren), Landschildkröten (mit Ausnahme der fossil aus dem Pleistozän von Neukaledonien bekannten Meiolaniiden) und Schlangen fehlen dagegen der ursprünglichen Fauna der ökologisch stark differenzierten Insel.

Eine Sonderstellung besitzt das etwa 270000 km^2 große Neuseeland. Zwar gibt es eine Reihe von Familien, die australische Verwandtschaftsbeziehungen zeigen (z.B. die Schneckenfamilie Athoracophoridae), doch gibt es neben den endemischen Gruppen (u.a. die Fledermausfamilie Mystacinidae; die Kiwis Apterygidae; die ausgestorbenen Moas Dinornithidae, Anomalopterigidae; die Eulenpapageien *Nestor* und *Strigops*; die Xenicidae; die Callaeidae; die Urfrösche Leiopelmatidae; die Brückenechse, *Sphenodon punctatus*; die neuseeländische *Latia neritoides* ist das einzige bisher bekannte Süßwassertier mit Leuchtvermögen) und kosmopolitisch verbreiteten Genera (*Lygosoma*) zahlreiche Familien, die Verwandtschaftsbeziehungen zu den südpazifischen Inseln und Südamerika aufweisen.

Das gilt zum Beispiel für die Steinfliegenfamilie Eustheniidae, für die Krebse Stygocaridacea und die Süßwasserlungenschnecken der Familie Latiidae, deren nächste Verwandte die südamerikanischen Chiliniden sind. Auch die Chilibathynella-Gruppe, Vertreter der überwiegend im Süßwasser lebenden Bathynellacea (Crustacea), besitzt einen Verbreitungstyp, der nach SCHMINKE (1974) nur durch Annahme von „mesozoischen Landverbindungen zwischen Australien/Neuguinea und Neuseeland und zwischen Australien und Südamerika via Antarctica“ erklärt werden kann.

Ohne auf die Frage eingehen zu wollen, ob diese Schlußfolgerung bezüglich einer mesozoischen Landverbindung genügend durch biogeographische Belege abgesichert werden kann, sind die engen phylogenetischen Zusammenhänge bei einigen Gruppen sehr gut gesichert. Diese enge Verwandtschaft, die durch eine Fülle neuerer biogeographischer Arbeiten belegt wird, gab den Ausschlag, die Palaeotropis und die Neotropis nach Süden hin durch ein eigenständiges Faunenreich (= Archinotis) abzugrenzen, das im wesentlichen mit dem Pflanzenreich Antarctica übereinstimmt.

4.1.8 Die Palaeotropis

Zwischen Australis und Neotropis schiebt sich im indisch-afrikanischen Gebiet die Palaeotropis, die in eine aethiopische, eine madagassische und eine orientalische Region untergliedert werden kann. Zahlreiche Tier-, aber auch Pflanzenfamilien und -gattungen kennzeichnen dieses Gebiet (u.a. Ancistrocladaceae, Pandanaceae,

Nepenthaceae; *Corypha-, Hyphaene-, Phoenix* und *Raphia*-Palmen). Dennoch zeichnen sich die einzelnen Regionen durch eine Fülle von eigenen Taxa aus, die ihre Sonderstellung begründen.

Kennzeichnende Tiergruppen der Aethiopis sind die Krallenfrösche der Gattung *Xenopus* (Familie Pipidae; südamerikanische Schwester-Gattung *Pipa*), die Froschfamilie Phrynomeridae, die Mambas (Dendroaspinae), die Vogelfamilien Struthionidae, Sagittariidae, die Scopidae, Musophagidae, Coliidae, Balaenicipidae und die Säugerfamilien Potamogalidae, Chrysochloridae, Macroscelididae, Pedetidae, die zu den Schläfern (Gliridae) gehörenden Graphiurinae, Thryonomyidae, Petromyidae, Hyaenidae, Orycteropodidae, Procaviidae, Hippopotamidae und Giraffidae.

Unter den Fischen fällt vor allem das Vorhandensein der altertümlichen Flösselhechte (Polypterini), der Nilhechte (Mormyridae), der Zitterwelse (Malapteruridae) und der Lungenfische (*Protopterus*) auf. Eine endemisch-aethiopische Schneckenfamilie sind die Aillyidae.

Die ausgedehnten Savannengebiete werden von einer einmaligen Großtierfauna in riesigen Herden belebt, die durch das Fehlen von Hirschen (die einzige afrikanische Hirschart *Cervus elaphus barbarus* aus dem Atlasgebiet gehört zum holarktischen Tierreich) und ein Überwiegen von Antilopen, Gazellen, Boviden und Giraffiden gekennzeichnet werden kann.

Ein eigenständiges Tierreich „Capensis" läßt sich nicht abgrenzen (im Gegensatz zu dem Pflanzenreich Capensis). Zwar gibt es zahlreiche auf Südafrika beschränkte Endemiten (u.a. der Fuchs *Vulpes chama*, der Marder *Paraonyx microdon*, die Schleichkatzen *Genetta lehmani, Liberiictis kuhni, Suricata suricata, Herpestes canni, Herpestes pulverulentus, Herpestes ratlamuchi, Herpestes ignitus, Herpestes nigritus, Cynictis penicillata* und *Bdeogale jacksoni* sowie die Katze *Felis nigripes*), doch bestätigen sie nur eine regionale Sonderstellung der Capensis innerhalb der Aethiopis, die bei den Pflanzen durch endemische Familien (u.a. Penaeaceae, Aizoaceae) wesentlich deutlicher hervortritt.

Die Madegassis, zu der neben dem etwa 592000 km² großen Madagaskar (höchste Erhebung 2876 m) auch die Seychellen (405 km²), die Comoren und die Mascarenen gehören, unterscheidet sich von der Aethiopis durch das Fehlen von echten Affen, Paarhufern (eine ausgestorbene Flußpferdeart lebte im Pleistozän auf Madagaskar; *Potamochoerus porcus* wurde vom Menschen eingeführt), Unpaarhufern, Elefanten, Erdferkeln, Schuppentieren, Giftschlangen (Elapidae und Viperidae), Leptotyphlopiden, Agamiden, Varanen, Weichschildkröten, Kröten (Bufonidae) und Gymnophionen (mit Ausnahme der Seychellen) und zeichnet sich durch das Vorhandensein einer außerordentlich endemitenreichen Tierwelt aus.

Auch die Flora Madagaskars ist arten- (etwa 10000 verschiedene Angiospermen-Arten) und endemitenreich (annähernd 80%). Der Endemitenreichtum zeigt jedoch ein unterschiedliches Verteilungsmuster. In den Formationen des Litorals treten nur 21%, in den Waldformationen 89% auf. 94% der Bäume und 85% der ausdauernden Grasarten sind endemisch. Eine besonders bemerkenswerte endemische Familie sind die Didiereaceae, die in

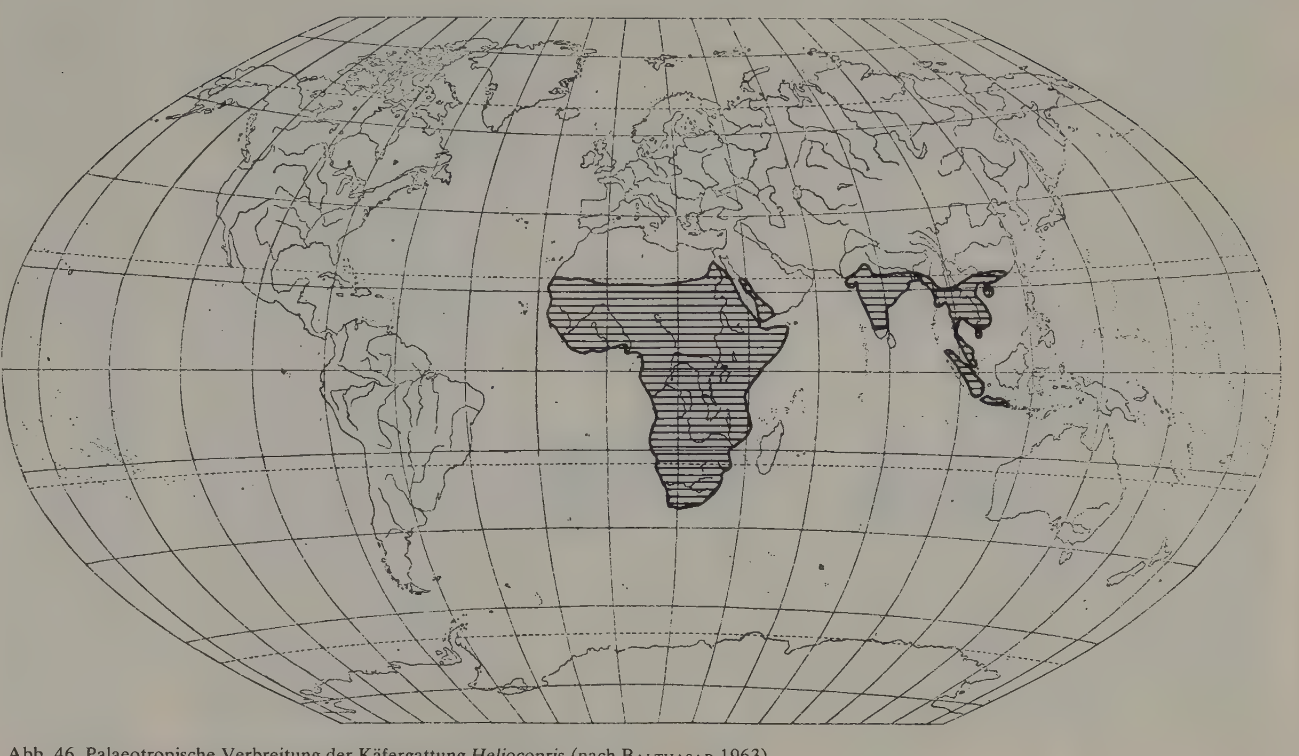


Abb. 46 Palaeotropische Verbreitung der Käfergattung *Heliocopris* (nach BALTHASAR 1963)



Abb. 47 Palaeotropische Verbreitung der Käfergattung *Catharsius* (nach Balthasar 1963)

der trockenen Südregion vorkommen. Über 40% der phylogenetisch älteren Familien besitzen pantropische Verwandtschaftsbeziehungen; 27 % zeigen einen offensichtlich jüngeren afrikanischen, 7 % einen indo-malayischen Einfluß. Die Beziehungen zu den Südspitzen der Südkontinente (Südafrika, Südamerika, Ozeanien) deuten auf ältere Verwandtschaft hin. Obwohl weite Gebiete dem rezenten Wuchspotential gemäß bewaldet sein müßten, treten nur auf 28 % der Gesamtfläche Waldformationen auf. Die Lavaka-Erosionstypen (Bourdie 1972) verdeutlichen den Einfluß des Menschen („about the 4th century A.D."), weisen jedoch in einigen Fällen darauf hin, daß offene Formationen auf Madagaskar bestanden, bevor der Mensch begann, wesentliche Eingriffe in das Landesgefüge vorzunehmen.

Zur endemischen Tierwelt Madagaskars gehören drei autochthone Halbaffenfamilien (Lemuridae, Indriidae, Daubentoniidae) und die Insektenesserfamilie Tenrecidae mit den beiden Unterfamilien Tenrecinae (6 Arten) und Oryzoryctinae (21 Arten).

Sieben endemische Nager-Gattungen der Unterfamilie Nesomyinae besitzen Anpassungsmerkmale an die Feuchtwälder von Ostmadagaskar und die Trockengebiete des Südens.

	Gattung	Artenzahl
1.	*Hypogeomys*	1
2.	*Macrotarsomys*	2
3.	*Nesomys*	1
4.	*Eliurus*	2
5.	*Gymnuromys*	1
6.	*Brachytarsomys*	1
7.	*Brachyuromys*	2

Zur endemischen Fauna gehören darüber hinaus eine Fledermausfamilie (Myzopodidae), 11 endemische Schleichkatzenarten mit der wahrscheinlich an der Wurzel der feliden und viverriden Carnivoren stehenden Fossa (*Cryptoprocta ferox*), die drosselgroßen Stelzenrallen (Mesoenatidae), die Seidenkuckucke (Couinae), die Kurols (Leptosomatinae), die Erdracken (Brockypteracinae, die Philepittidae, die Vangidae und die erst um 800 n. Chr. ausgestorbenen Riesenstrauße (Aepyornithidae mit den Arten *Aepyornis maximus, Aepyornis hildebrandi* und *Mullerornis*). Mit den Aepyornithiden bewohnten Madagaskar die subfossil nachgewiesenen Riesenlemuren (*Megaladapis edwardsi*), Riesenschildkröten (*Testudo grandidieri, Testudo abrupta*) und das etwa 2 m lange Flußpferd *Hippopotamus lemerlei*.

Die madegassische Herpetofauna zeichnet sich ebenfalls durch einen hohen Endemitenreichtum aus. Allerdings sind die Amphibien noch nicht ausreichend bearbeitet.

Die madegassischen Arachniden besitzen dagegen überwiegend Verwandtschaftsbeziehungen nach Afrika, und andere Invertebratengruppen besitzen auf Madagaskar offensichtlich ein sekundäres Differenzierungszentrum. Vermutlich ist das der Fall bei der Buprestiden-Gattung *Sponsor*, die nach Paulian (1972) auf Madagaskar in 67 Arten, auf Mauritius in 23, auf Reunion, Rodriguez, Aldabra und

Reptilia-Gattungen

	endemisch	gesamt	endemisch %
Krokodile	0	1	0 %
Schildkröten	1	6	16 %
Eidechsen	24	37	64 %
Schlangen	20	23	87 %

in Indien in jeweils einer Art und in Ost- (Sansibar) und Zentralafrika in jeweils drei Arten vorkommt.

Alte Tier- und Pflanzengruppen besitzen Beziehungen zur Neotropis (z.B. die zu den Musaceen gehörende Fächerpalme *Ravenala*, die Boinae, die Iguanidae mit den beiden madegassischen Gattungen *Chalarodon* und *Oplurus* sowie die zu den Pelomedusidae gehörende Schildkrötengattung *Podocnemis*). Die Verwandtschaft der Madegassis zur Orientalis wurde oftmals überbetont (vgl. GÜNTHER 1970, MERTENS 1972).

Die zur Madegassis gehörenden Seychellen besitzen 14 endemische Landvogelarten, eine Riesenschildkröte (*Testudo gigantea*), die endemische Gymnophionen-Gattung *Hypogeophis* (6 Arten) und die altertümlichen und endemischen Sooglossinae-Frösche. Die *Sooglossus*-Frösche durchlaufen ihre Larvalentwicklung außerhalb des Wassers, angeheftet an die Rückenhaut des väterlichen Tieres. Sie stehen an der Wurzel der ranoiden Frösche und sind die phylogenetische Schwestergruppe der südafrikanischen Arthroleptinae. Die nächsten Verwandten der 6 *Hypogeophis*-Arten leben in Afrika.

Die zoogeographische Verwandtschaft zwischen Orientalis und Aethiopis ist größer als die Unterschiede, die durch die jeweiligen Sonderentwicklungen in beiden Regionen hervortreten. Betrachtet man jedoch einzelne Gattungen oder einzelne Räume, so gibt es erhebliche Abweichungen von dieser generellen Aussage (vgl. u.a. MANI 1974). Der semiaride bis aride Landschaftsgürtel, der sich von der Südspitze Indiens über Mysore und Ahmadnagar bis Jodhpur und Ganganagar erstreckt, bildet für Waldarten eine deutliche Barriere. Während in diesem Trockengürtel Taxa mit aethiopischen und palaearktischen Verwandtschaftsbeziehungen bei den Vertebraten überwiegen, treten in den Wäldern im Südwesten Indiens und auf Ceylon gehäuft Arten auf, deren nächste Verwandte in Hinterindien vorkommen. Hierzu gehören die Reptilien *Gehyra multilata*, *Lepidodactylus lugubris*, *Platyurus platyurus*, die Flugdrachen (Gattung *Draco*), die Schlange *Cylindrophis maculatus* und die Schleichkatze *Viverra megaspila*. Daneben gibt es Arealdisjunktionen, die nur schwer interpretierbar sind. Das gilt z.B. für die Areale der *Speculitermes* und *Synhamitermes*, Termiten, die bisher nur aus Südamerika und Indien gemeldet wurden.

Vergleicht man die afrikanischen mit den indischen, besonders aber den ceylonesischen Savannen, so treten auffallende Besonderheiten auf. Zwar kann man sowohl im Wilpattu-Nationalpark (Nordwestceylon) ähnlich wie im Tsavo-Nationalpark (Kenya) Elefanten (aller-

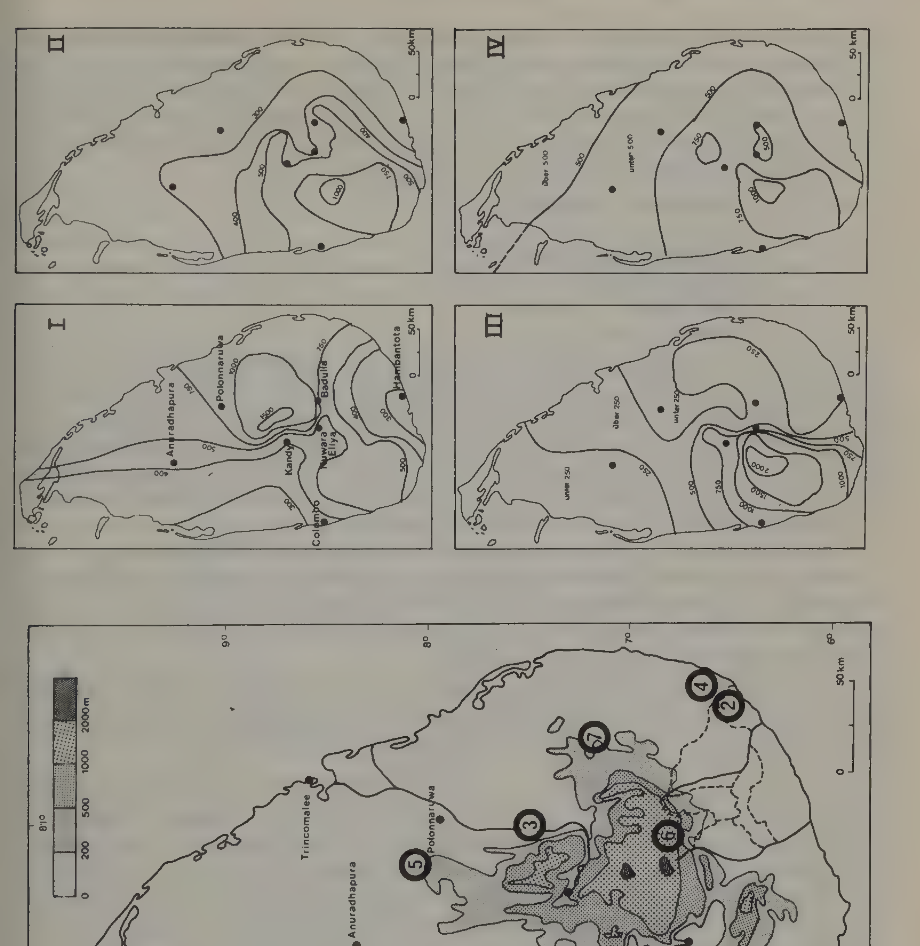


Abb. 48 Vertikale Gliederung und jahreszeitliche Niederschlagsverhältnisse (in mm) Ceylons (nach Domrös 1971) als Grundlage einer reichhaltigen Tierwelt. Die Ziffern 1 bis 7 verdeutlichen die Lage ceylonesischer Nationalparke.

I = Zeit des Nordostmonsums Dezember–Februar

II = März bis Mitte Mai

III = Zeit des Südwestmonsuns

IV = Oktober bis November

dings in zwei verschiedenen Arten, *Loxodonta africana* und *Elephas indicus*), Leoparden und die palaeotropisch verbreiteten Nashornvögel beobachten, doch anstelle der in Ceylon fehlenden Antilopen und Gazellen treten hier riesige Herden von Axishirschen auf, zwischen die sich vereinzelt auch kapitale Sambarhirsche mischen. Dieses auffallende Bild wird auf Artniveau durch eine Reihe von ceylonesischen Endemiten verstärkt. Greifen wir als Beispiel die Gekkoniden heraus, so kommen 6 Arten nur auf Ceylon vor:

1. *Gymnodactylus fraenatus*
2. *Gymnodactylus triedrus*
3. *Gymnodactylus gakhuna*
4. *Hemidactylus depressus*
5. *Calodactylodes illingworthi*
6. *Cnemaspis podihuna.*

13 weitere nicht endemische Arten leben zugleich im südlichen Indien (*Hemidactylus leschenaultii, Hemidactylus maculatus, Hemidactylus scabriceps, Cnemaspis jerdonii, Cnemaspis kandiana, Cosymbotus platyurus, Gymnodactylus collegalensis, Hemidactylus triedrus*) und erreichen in einigen Fällen Madagaskar (*Gehyra multilata*), den Indoaustralischen Archipel (*Lepidodactylus lugubris, Hemiphyllodactylus typus, Hemidactylus brooki*) und Ostafrika (*Hemidactylus frenatus*; die Art wurde auch nach Südafrika eingeschleppt. Gleiches gilt für *Lepidodactylus lugubris* in Neuseeland und Panama).

Die großen Warane Ceylons (*Varanus salvator salvator, Varanus bengalensis bengalensis*) besitzen orientalische Verbreitung. Gleiches gilt für die Gymnophionen (*Ichthyophis glutinosus, Ichthyophis monochrous*). Die Schildkrötenarten *Geomyda trijuga, Lissemys punctata* und *Testudo elegans* kommen ebenso wie die Krokodile *Crocodylus palustris* und *Crocodylus porosus* auch außerhalb der Insel vor.

Die zoogeographische Sonderstellung Ceylons in Vorderasien ist nicht nur mit der historischen Entwicklung des Raumes eng verknüpft, sondern mit den rezent-ökologischen Besonderheiten, die nicht nur einer Regenwald-, sondern zugleich auch einer Savannenfauna Lebensraum bieten.

Endemische Reptilienfamilien der Orientalis sind die Taubwarane (Lanthanotidae) und die Gaviale (Gavialidae). Die Amphibiengattungen *Micrixalus, Nyctibatrachus, Nannobatrachus, Nannophrys, Melanobatrachus, Cacopus* und *Gegenophis* konzentrieren sich besonders im Gebiet von Malabar. Innerhalb der Avifauna sind nur die Familie Irenidae und die Hemiprocninae (Segler), bei den Mammaliern die Spitzhörnchen Tupaiidae, die Tarsiidae, die Gibbons (Hylobatinae) und die Platacanthomyidae (Rodentia) endemisch. Die Autokratkäfer (Trictenotomidae) gehören ebenfalls zur orientalischen Fauna. Auffallend groß ist der Anteil an Carnivoren in der Orientalis. Endemiten sind *Ursus malayanus* (Ursidae), *Mustela strigidorsa, Mydaus javanensis, Suillotaxus marchei, Melogale orientalis, Lutra sumatrana, Melogale personata* (Mustelidae), *Viverra tangalunga, Prionodon linsang, Macrogalidia mussechenbroecki, Arctictis binturong, Hemigalus derbyanus, Diplogale hosei, Cynogale bennetti, Chrotogale owstoni* (Viverridae), *Felis marmorata, Felis minuta* und *Felis badia* (Felidae).

4.1.9 Die Archinotis

Das gegenwärtig tierärmste Reich ist die Archinotis. Fossilfunde zeigen, daß die Antarktis (12,4 Mill. km^2 kontinentale Masse, 1,5 Mill. km^2 Schelfeistafeln, 70400 km^2 Inseln) nicht immer so lebensfeindlich war wie heute. Kohlelagerstätten, Panzerlurche (Labyrinthodontia) aus der unteren Trias, die Gondwanaflora (mit *Glossopteris*) und große Raubechsen wie *Lystrosaurus* bestätigen diese Annahme. Das Volumen des antarktischen Inlandeises wird auf 24 Mill. km^3 geschätzt. Trockentäler mit Moränen und Gletscherschliffe weisen auf eine glazialzeitlich noch stärkere Vereisung hin. Etwa 200000 km^2 der Antarktis sind eisfrei. Dazu gehört zum Teil das 4000 m hohe und 3000 km lange Markham-Gebirge in der Ost-Antarktis.

Aufgrund des großen winterlichen Strahlungsausfalles ist das Klima extrem streng. An der Ost-Antarktis-Station Wostok wurde mit −88,3 °C die tiefste Temperatur (Kältepol der Erde) gemessen. Durch den Temperaturgegensatz zwischen Kontinent und Meer bedingt, umgibt die Antarktis eine Tiefdruckrinne. Im Adélieland treten als Folge dieser Tiefdruckgebiete 340 Sturmtage/Jahr auf.

1965 wurden 42 Milben- und 12 Insektenarten in der Antarktis festgestellt. Nach Janetschek (1967) setzt sich die Algenflora im Victoria-Land aus 80 Cyanophyceen, 50 Diatomeen und 20 Chlorophyceen zusammen (vgl. auch Hirano 1965). 32 endemische Flechtenarten existieren in Küstennähe. Die Gattung *Usnea* gedeiht überall an geschützten Stellen. Das südlichste Vorkommen höherer Pflanzen (*Colobanthus crassifolius* und *Deschampsia antarctica*) liegt bei 68° 12′ S. Innerhalb der Kleintierwelt sind es besonders Tardigrada (u.a. *Macrobiotus, Hysibius scoticus*), Acarina (u.a. *Stereotydeus mollis, Tydeus setsukoae*) und Collembolen (u.a. *Gomphiocephalus hodgsoni, Antarcticinella monoculata, Anurophorus subpolaris, Neocryptopygus nivicolus*). Im antarktischen Klima (Rubin 1965) liegt die Begründung für die artenarmen Landbiota.

Das Vorkommen der Wirbeltiere wird durch Nahrungsketten, die ihren Ursprung im Meer besitzen, gesichert. Das gilt besonders für die Pinguine (Spheniscidae), eine alte, bereits aus dem Eozän bekannte Vogelgruppe, deren verwandtschaftliche Beziehungen noch weitgehend ungesichert sind und deren 17 Arten durch ein wasserundurchlässiges Gefieder, eine zwei bis drei Zentimeter dicke Fettschicht und verschiedene Verhaltensformen, die zu einer Erhöhung des Grundumsatzes führen, hervorragend an das Leben an den antarktischen Küsten angepaßt sind. Schnelle Temperatursprünge ertragen die meisten antarktischen Arten nicht. Der Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*) brütet nur an der Küste des antarktischen Festlandes (bis 1400 km an den Südpol).

Weitere kennzeichnende antarktische Pinguine sind *Eudyptes chrysolophus, Spheniscus magellanicus* (der allerdings an der brasilianischen Küste als Irrgast bis Bahia vorkommt), *Pygoscelis antarctica, Aptenodytes patagonica, Megadyptes antipodes* und *Pygoscelis adeliae.* Die höheren Non-Passeriformes werden durch *Diomedea exulans, Stercorarius skua, Pelecanoides magellani, Oceanites oceanus* und *Chionis alba*, die Passeriformes nur durch eine Pieperart (*Anthus antarcticus*) vertreten, die offensichtlich nächstverwandt ist mit dem südamerikanischen *Anthus correndera*.

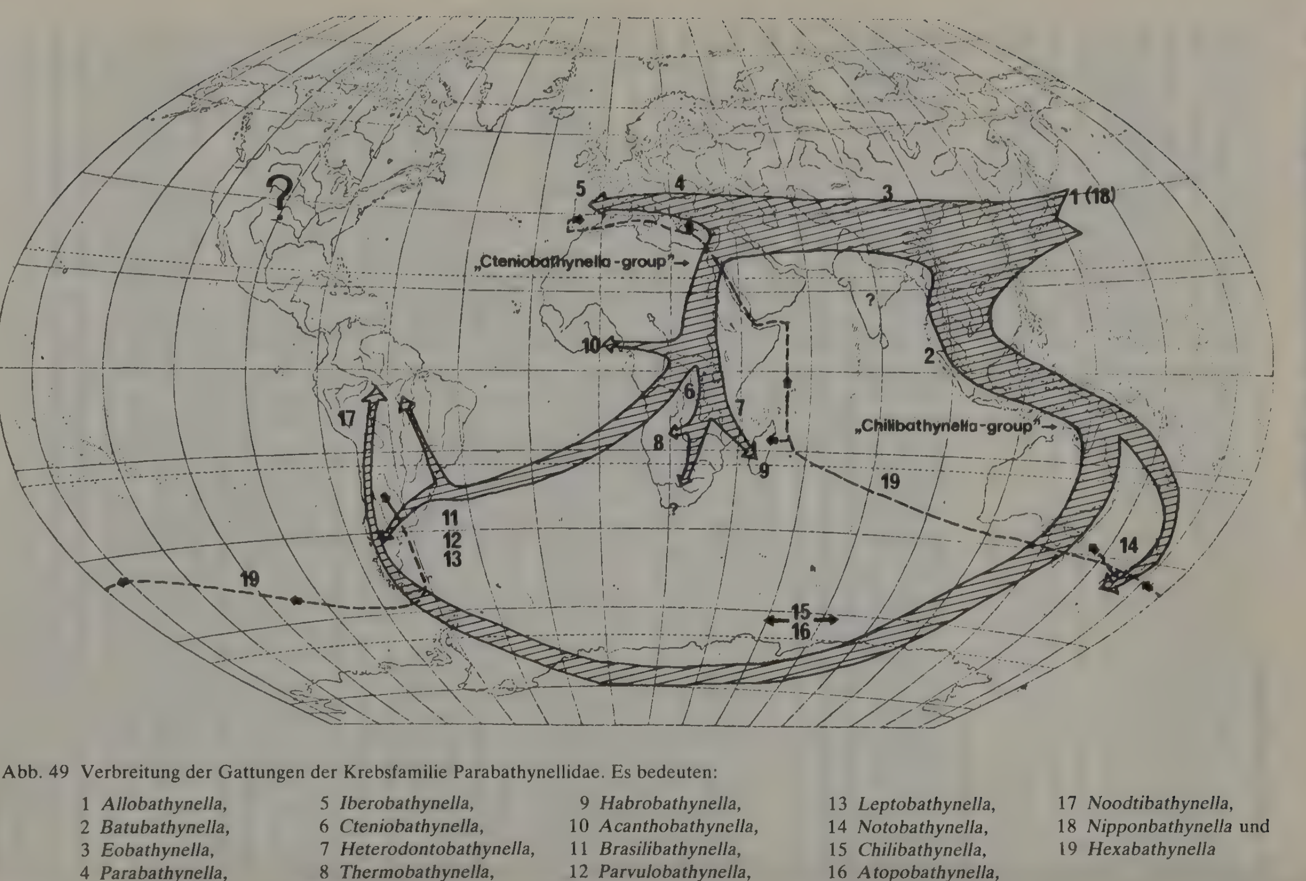


Abb. 49 Verbreitung der Gattungen der Krebsfamilie Parabathynellidae. Es bedeuten:

1 *Allobathynella*, 2 *Batubathynella*, 3 *Eobathynella*, 4 *Parabathynella*, 5 *Iberobathynella*, 6 *Cteniobathynella*, 7 *Heterodontobathynella*, 8 *Thermobathynella*, 9 *Habrobathynella*, 10 *Acanthobathynella*, 11 *Brasilibathynella*, 12 *Parvulobathynella*, 13 *Leptobathynella*, 14 *Notobathynella*, 15 *Chilibathynella*, 16 *Atopobathynella*, 17 *Noodtibathynella*, 18 *Nipponbathynella* und 19 *Hexabathynella*

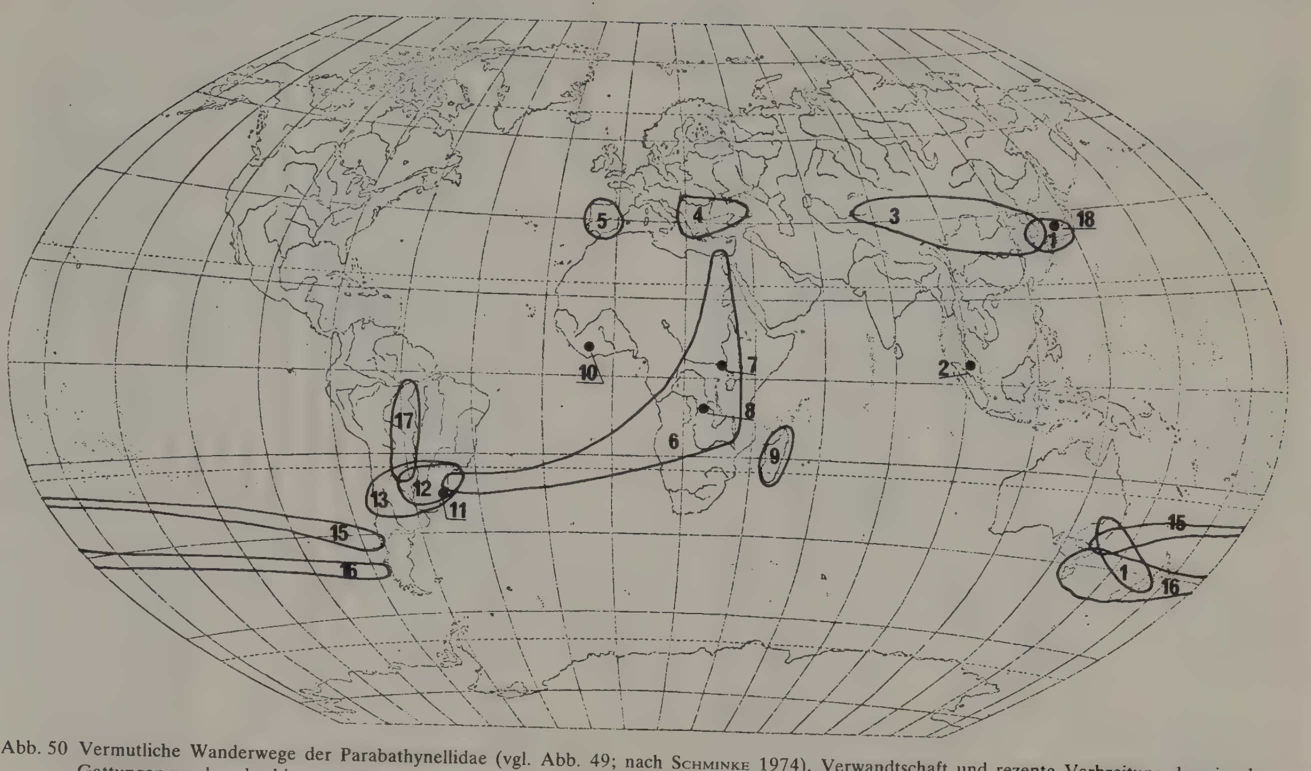


Abb. 50 Vermutliche Wanderwege der Parabathynellidae (vgl. Abb. 49; nach Schminke 1974). Verwandtschaft und rezente Verbreitung der einzelnen Gattungen werden als „biogeographische Argumente“ für eine im Mesozoikum und frühen Tertiär existierende landfeste Verbindung im Südatlantik und Pazifik angesehen.

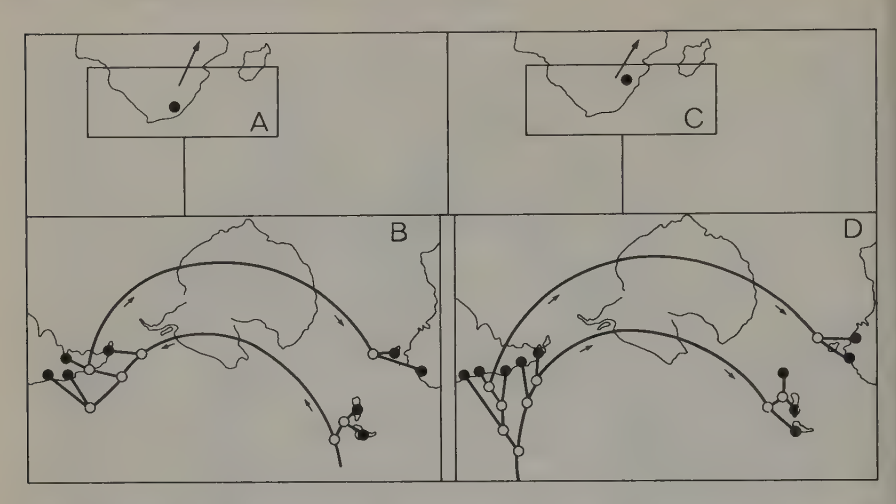


Abb. 51 Amphinotische Verbreitung und Verwandtschaftsbeziehungen der Chironomiden – Unterfamilie Podonominae.
Links: A = Boreochlini, B = Podonomini
Rechts = Diamesinae (C) und Heptagyiae (D) (nach Brundin 1972)

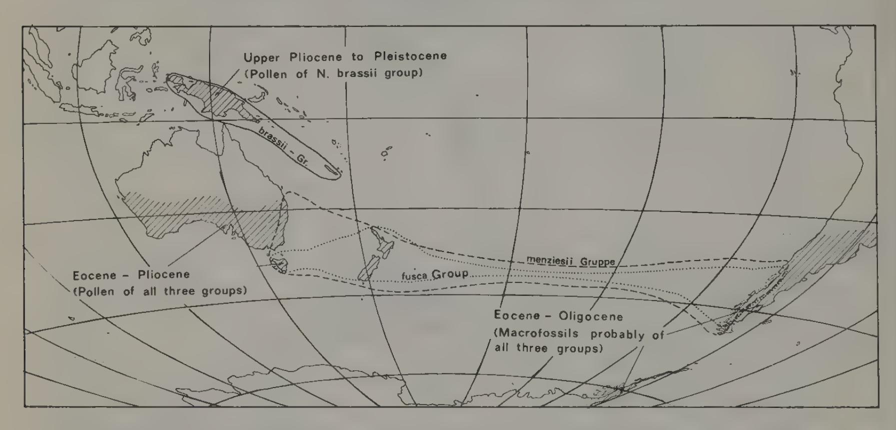


Abb. 52 Fossile und rezente Vorkommen von *Nothofagus* auf der Südhalbkugel (nach Müller und Schmithüsen 1970)

Die antarktischen Säugetiere leben von Nahrungsketten aus dem Meer. Das gilt sowohl für die Robben (*Ommatophoca rossi, Hydrurga leptonyx, Lobodon carcinophagus, Leptonychotes weddelli*) als auch naturgemäß für die Wale (*Balaenoptera physalus, Balaenoptera musculus, Orcinus orca*). Wichtige Nahrungsgrundlage für die *Balaenoptera*-Arten sind die 6 bis 9 cm langen Krillkrebse (*Euphausia superba*). Durch die Fischfauna läßt sich das antarktische Meer in einzelne, gut abgrenzbare Regionen gliedern.

obwohl sie schwimmen können

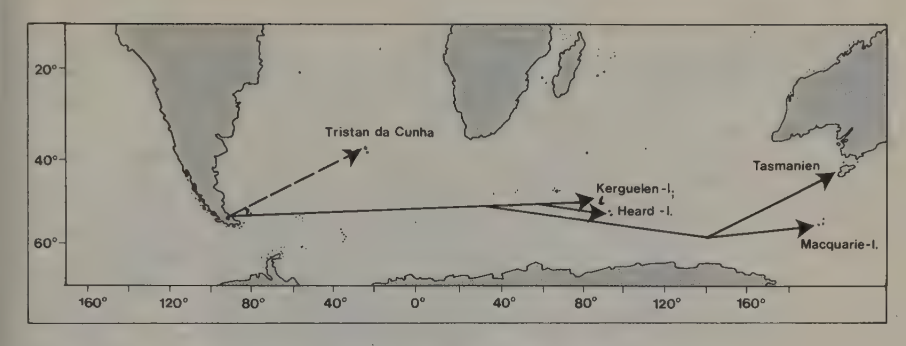


Abb. 53 Passive Verdriftungswege von *Nothofagus*-Pollen und -Baumstämmen

Die Südpazifischen Südbuchenwälder (*Nothofagus*) von Chile und Neuseeland enthalten heute noch eine Fauna, die mit diesen Wäldern vielleicht noch während des Tertiärs auf einem landfesten „Bogen" die Antarktis überwanderte (HARRINGTON 1965, MÜLLER und SCHMITHÜSEN 1970). Der geologische Bau zwischen Ost- und West-Antarktis ist verschieden. Die präkambrischen Gesteine der Ost-Antarktis deuten auf einen alten Landkomplex hin im Gegensatz zur Westantarktis. Jüngere Faltengebirge mit Anschluß an das andine System (Südantillenbogen) entstanden vom Jura bis ins frühe Tertiär.

4.2 Die Tierreiche des Meeres

Den Tierreichen des Festlandes stehen die Tierreiche des Meeres gegenüber, jenes größten Lebensraumes der Geosphäre, der auf der nördlichen Halbkugel 61 %, auf der südlichen 81 % der Erdoberfläche bedeckt.

Die ökologische Großgliederung des Meeres in den Bereich der Tiefsee (Abyssal), jenen der küstennahen Bereiche (Litoral) und den der offenen Hochsee (Pelagial) spiegelt sich deutlich in der genetischen Makrostruktur der Ozeane wider. Die an das Schelfmeer gebundene und deshalb stärker isolierte Litoralfauna zeigt eine Differenzierung in drei Reiche, die deutlich von den Wassertemperaturen in ihrer räumlichen Verbreitung geprägt werden.

Das Tropische Reich läßt sich in 4 Regionen gliedern, die durch ozeanische Sperren oder Kontinente voneinander getrennt werden:

1. Indo-westpazifische Region
   a) Malaiischer Bezirk
   b) Südlich-zentralpazifischer Bezirk
   c) Hawaiischer Bezirk
   d) Südjapanischer Bezirk
   e) Nordaustralischer Bezirk
   f) Indischer Bezirk
2. Ostpazifische Region
3. Westatlantische Region
4. Ostatlantische Region.

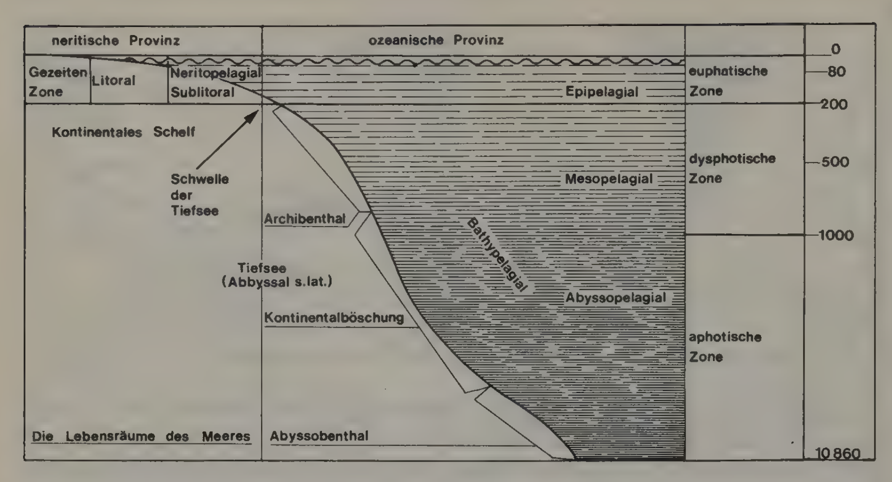


Abb. 54 Die Großlebensräume des Meeres

In diesem Reich treten die Korallenriffe auf, eine litorale Lebensgemeinschaft tropischer Meere, die ihren Lebensraum im allgemeinen der kalkabscheidenden Tätigkeit der Riffkorallen verdankt, deren abgestorbene Stöcke oft in erhebliche Tiefen hinabreichen können. Die Korallenriffe sind im wesentlichen aus den aus kohlensaurem Kalk bestehenden Skeletten der Madreporaria (Poritidae, Acroporidae, Astralidae), Octocorallia (Tubiporidae) und Milleporidae aufgebaut, doch sind auch Foraminiferen und Kalkalgen (Lithothamnien) daran beteiligt. Auf der Koralleninsel Funafuti (nördlich der Fidji-Inseln) wurde durch eine 335 m tiefe Bohrung der Nachweis erbracht, daß an erster Stelle die Foraminiferen und erst an dritter Stelle die Korallen am Riffaufbau beteiligt waren. Nur in Meeren mit einer mittleren Jahrestemperatur von 23,5° kommt es zur Riffbildung.

Während diese Temperaturbindung die Bildung von rezenten Korallenriffen auf den tropischen Bereich einengt, lassen sich fossile Korallenriffe auch außerhalb der Wendekreise nachweisen. Bekannte Beispiele sind die silurischen Riffe von Gotland und Nordamerika, die devonischen Riffe des Rheinischen Schiefergebirges und der Ardennen und die Trias-Riffe der Südtiroler Dolomiten.

Bei den fossilen Riffen sind auch Archaeocyathinen, Stromatoporen, Schwämme, Bryozoen, dickschalige Muscheln und Kalkalgen beteiligt. Ein direkter Rückschluß auf die jeweiligen Palaeotemperaturen läßt sich nicht immer absichern. „Die Frage, ob man den Erbauern dieser Riffe dieselben klimatischen Ansprüche wie den heutigen Riffkorallen zuschreiben darf, kann nicht auf Grund ihrer biologisch-systematischen Beziehungen beantwortet werden, mindestens nicht für die vortertiären Formen. Dagegen ist aus anderen Gründen, nämlich vor allem wegen der bedeutenden Kalkabscheidung, unbedingt anzunehmen, daß auch die großen Riffe der Vorzeit relativ warmes Wasser anzeigen“ (SCHWARZBACH 1974).



Abb. 55 Marine Primärproduktion (nach Koblentz-Mishke et al. 1970)
Es bedeuten:
100 mg C/m^2/Tag
100–150 mg C/m^2/Tag
150–250 mg C/m^2/Tag
250–500 mg C/m^2/Tag
500 mg C/m^2/Tag

Manche Steinkorallen gedeihen auch bei niedrigen Temperaturen. An der norwegischen Küste erreichen sie 71° N und Tiefen zwischen 200 und 300 m bei Temperaturen von 6°. Dabei bilden sie zwar keine ausgedehnten Riffe, aber größere Bänke. Diese Bänke sind allerdings sehr artenarm und vom Licht weniger abhängig als die eigentlichen Riffkorallen.

Artenzahl heutiger und fossiler Riffkorallen in Abhängigkeit von der Temperatur (nach Schwarzbach 1974).

	Heutige Riffe		Jura-Riffe in Europa	
Weniger warme Gebiete	Bermudas	10 Arten	$54^1/_2$° N	6 Arten
	Bahamas	35 Arten	$50^1/_2$° N	17 Arten
Sehr warme Gebiete	Molukken	70 Arten	49° N	126 Arten
	Philippinen	180 Arten	47° N	184 Arten

Eine Ursache für das stärkere Wachstum der Steinkorallen in wärmeren Gewässern liegt vermutlich darin, daß die Korallen Aragonit (und nicht Calcit) abscheiden.

Das Vorhandensein symbiontischer, intrazellulärer Zooxanthellen im Gewebe (ähnlich der tropischen Riesenmuschel *Tridacna*) beschränkt die Riffbildung auf 0 bis 50 m Wassertiefe, und die Bindung der Korallen an das Salzwasser führt überall dort zu Lücken im Riff, wo Flüsse ins Meer münden. Die verschiedenartige Ausbildung der Korallenriffe als unmittelbar der Küste angelagerte Saumriffe, von der Küste durch einen Kanal getrennte Barriereriffe (abgewandelte Saumriffe; z. B. das Große Barriereriff vor der Nordküste Australiens) oder ringförmig eine Lagune umgebende Atolle ist, wie bereits Darwin 1876 ausführte, nur historisch verständlich und hat wesentlich zur Kenntnis der Meeresspiegelschwankungen während der Eiszeiten beigetragen (Fairbridge 1962).

Die Fauna der Korallenriffe ist entsprechend dem tropischen Lebensraum artenreich. Unter den hier vorkommenden Fischarten sind besonders die Korallenfische (Chaetodontidae, Pomacentridae, Scaridae, Serranidae, Labridae) erwähnenswert. Nach dem Grad ihrer ökologischen Bindung an das Korallenriff lassen sich unterscheiden:

a) Peribionten, die regelmäßig in enger Nachbarschaft zum Riff leben (u. a. Korallenfische), aber keine morphologischen Spezialanpassungen besitzen;

b) Parabionten, die zumindest zeitweise zwischen den Ästen der Korallenstökke leben und entsprechende Anpassungen besitzen (u. a. Crustaceen, Preußenfische);

c) Epibionten, die an der Oberfläche toter Korallenzweige oder auf Kalkalgen festgewachsen sind (u. a. Schwämme, Tunicaten);

d) Hypobionten, die in der Tiefe von Spalten und schattigen Riffstellen leben (u. a. Schnecken, Schlangensterne);

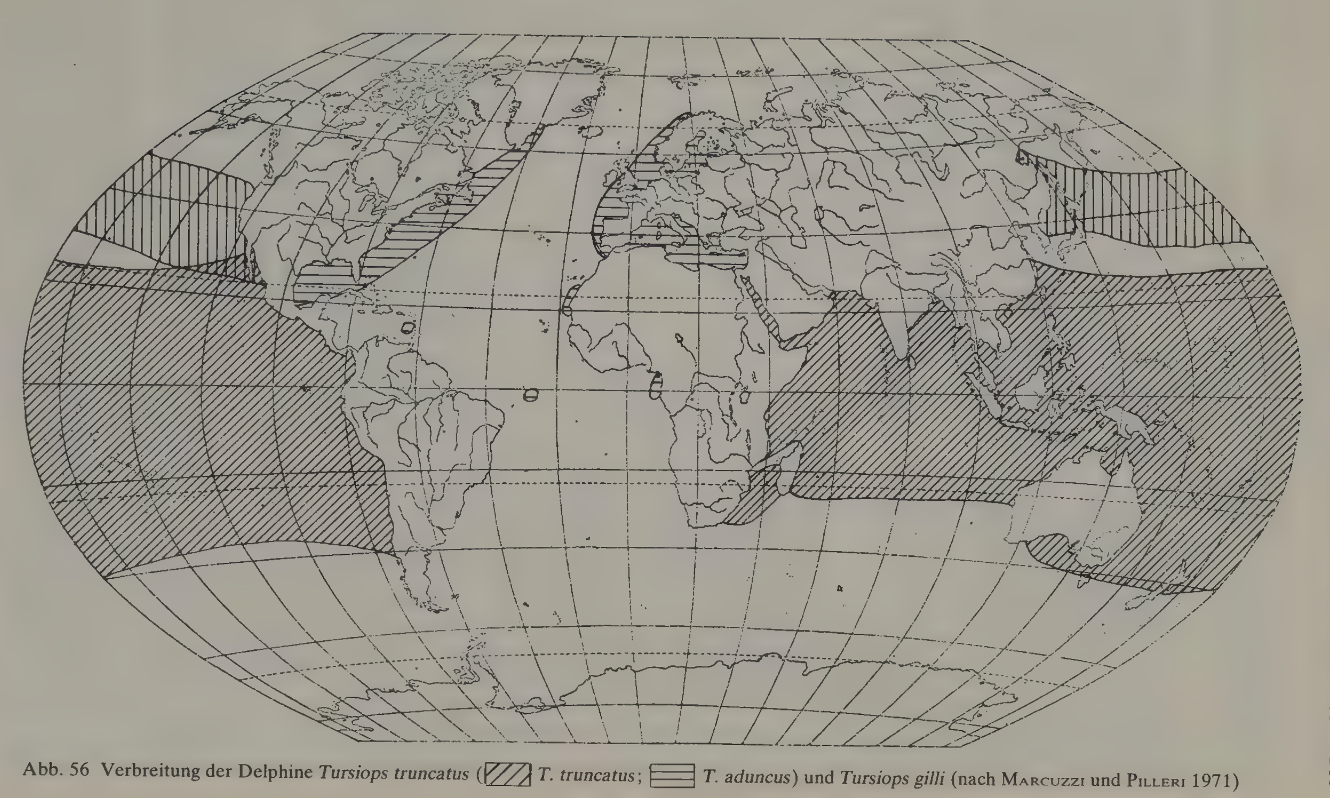


Abb. 56 Verbreitung der Delphine *Tursiops truncatus* (▨ *T. truncatus*; ▤ *T. aduncus*) und *Tursiops gilli* (nach MARCUZZI und PILLERI 1971)

e) Cryptobionten, die bohrend im Innern der Riffstöcke leben (u.a. Bohrmuscheln, Bohrwürmer), und
f) Endobionten, die wie die Zooxanthellen in Symbose mit den Riffkorallen leben.

Zahlreiche Konsumenten ernähren sich von der Produktion der Riffkorallen. Hierzu gehören verschiedene Fischarten (u.a. *Chaetodon, Chaetodontoplus, Oxymonacanthus*), Raubschnecken und Echinodermaten. Der Dornenkronen-Seestern (*Acanthaster planci*), der im Durchmesser 60 Zentimeter erreichen kann und sich von den Polypen der Korallen ernährt, vermehrt sich seit 1962 im Großen Barriereriff, auf den Marshall-Inseln, in Hawaii und Guam so stark, daß die Riffe ernstlich gefährdet sind. Die Ursachen dieser Massenentwicklung sind noch nicht ausreichend bekannt.

Das Tropische Reich wird im Norden vom Borealen (Nord-), im Süden vom Antiborealen (Süd-)Reich begrenzt. Beide lassen sich in verschiedene Regionen untergliedern:

B. Boreales Reich
   1. Mediterran-atlantische Region
   2. Sarmatische Region
   3. Atlantisch-boreale Region
   4. Baltische Region
   5. Nordpazifische Region
   6. Arktische Region
C. Antiboreales Reich
   1. Südafrikanische Region
   2. Südaustralische Region
   3. Peruanische Region
   4. Südamerikanische Region
   5. Kerguelen-Region.

Während breite ozeanische Sperren oder Kontinente von entscheidender Bedeutung für die räumliche Differenzierung der Litoralen Tierreiche sind, wird die Fauna des Pelagials von Meeresströmungen und Wassertemperaturen besonders geprägt. Das Pelagial ist jedoch keineswegs ein einheitlicher Lebensraum. Die Produktion des Phytoplanktons zeigt bemerkenswerte Differenzierungen, und das Zooplankton weist räumlich differenzierte Verbreitungsmuster auf.

Das Endglied der Nahrungskette des Pelagials wird von Walen und großen Raubfischen gestellt, die wie Kabeljau oder Thunfisch erhebliche Bedeutung für die Hochseefischerei besitzen. Eine räumlich gut abgrenzbare Region des Pelagials stellt die Sargassosee dar, die nach dem dort häufigen Beerentang (Sargassum) ihren Namen erhielt. 67 freischwimmende Tierarten wurden als Bewohner des Sargassotanges beschrieben.

Die Fauna der Tiefsee (Abyssal) zeigt eine regionale Gliederung, die ähnlich wie jene der Tiefseegrabenfauna (Hadal) korreliert zu den ozeanischen Tiefseebecken und -gräben verläuft. Besondere geographische Verhältnisse bedingen eine Untergliederung in eine Arktische, Atlantische, Indopazifische und



Abb. 57 Verbreitung der Sardinen (Genera *Sardinella*, *Sardinops* und *Sardina*). (Nach Culley 1971; aus Müller 1974)

Antarktische Region. Obwohl die mittlere Wassertiefe der Weltmeere 3800 m beträgt (mittlere Höhe der Festländer nur 840 m) und damit dem Abyssal volumenmäßig ein großer Anteil am Lebensraum Meer zukommt, bewirken Lichtmangel und Wasserdruck einen geringen Artenreichtum. Die an das Abyssal gebundenen Arten zeichnen sich allerdings durch eine Anzahl ökologischer und phylogenetischer Besonderheiten aus. Tiefseefische besitzen häufig Leuchtorgane und auffällige Vorrichtungen zum Beutefang. Der Kreuzzahnbarsch (*Chiasmodon niger*) vermag Magen und Haut soweit auszudehnen, daß Fische seiner Körpergröße aufgenommen werden können. Der Pelikanaal (*Eupharynx plecanoides*) besitzt ein im Vergleich zu seinem aalförmigen Körper riesiges Maul. Tiefseegarnelen (u. a. *Sergestes corniculum*) verfügen über die Körperlänge mehrfach übersteigende Antennen, und Tiefseekrebse (u. a. *Cystosoma neptuni*) entwickelten als Anpas-

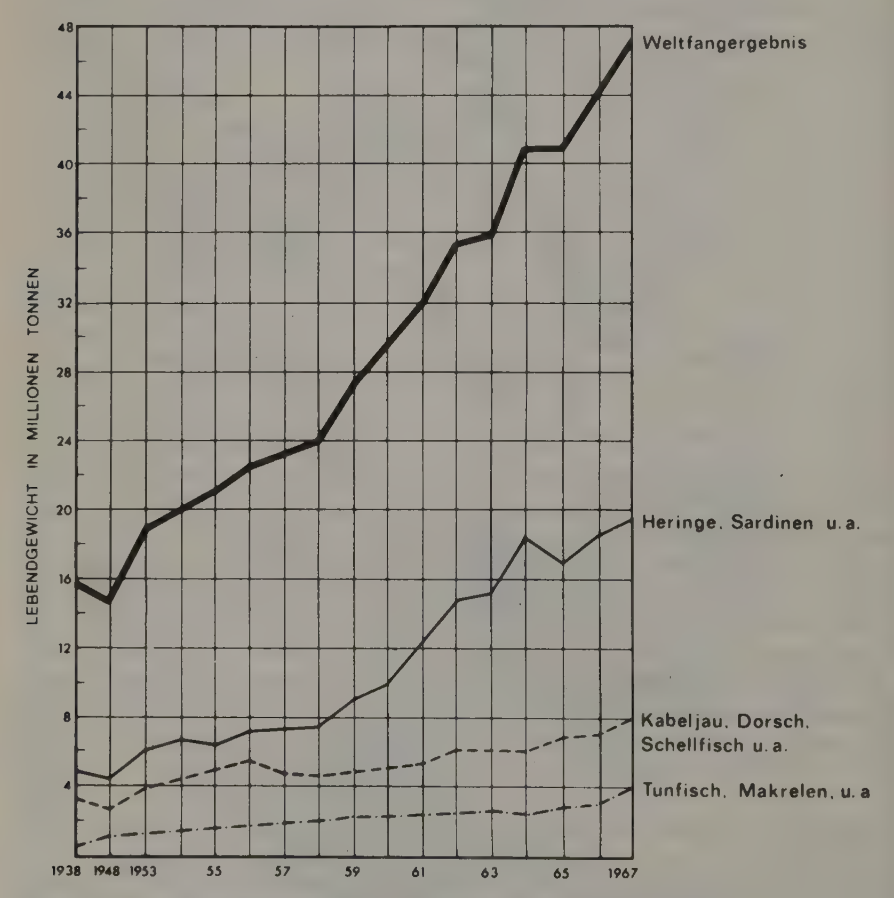


Abb. 58 Der Anteil pelagischer Fische an den Weltfangergebnissen (nach Culley 1971)

sung an den weitgehend lichtlosen Lebensraum übergroße Augen. Als Folge des geringen Nahrungsangebotes des Abyssal ist seine Besiedlungsdichte ebenfalls gering. Das hat bei Tiefseeanglerfischen (u.a. *Linophryne algibarbata*) zu einem starken Geschlechtsdimorphismus geführt. Zwergmännchen, deren Gewicht meist unter 0,5 % des Weibchens liegt, verwachsen im Verlauf ihrer Entwicklung unter Resorption ihres Kieferapparates fest mit dem Weibchen. Das Männchen wird an den Blutkreislauf des Weibchens angeschlossen und dient ausschließlich der Fortpflanzung.

5 Die ökologische Struktur der Biosphäre

5.1 Der Ökosystem-Begriff

Analog der genetischen Struktur besitzt die Biosphäre auch eine ökologische, die der Hierarchie der Ökosysteme folgt. Ökosysteme sind räumliche Wirkungsgefüge aus biotischen (incl. Mensch) und abiotischen Elementen mit der Fähigkeit zur Selbstregulierung. Dieser Ökosystembegriff geht in seiner inhaltlichen Form auf Woltereck (1928) zurück.

Woltereck fiel auf, „daß die pelagischen Cladoceren, wie fast sämtliche und pflanzliche Organismen des freien Wassers, durchaus nicht alle Schichten und Zonen ihres Sees gleichmäßig bewohnen, daß vielmehr jede Art auf einen mehr oder weniger mächtigen Teil des verfügbaren Raumes in vertikalem und horizontalem Sinne angewiesen ist".

Die hiermit verbundenen Untersuchungen führten bei ihm zu „morphologischen und ökologischen Gestalt-Systemen" als Ergebnis analytischer und synthetischer Forschung.

„Die einzelnen Organismen und die einzelnen Populationen eines Sees bilden in ihrer Gesamtheit das, was man in den allgemeinen Naturwissenschaften ein geschlossenes System nennt; sie sind Glieder eines ökologischen Systems." Und weiter sagt Woltereck: „Nur in einzelnen Beispielen können wir heute schon ökologische Systeme unserer Seen synthetisch erfassen und dabei wahrnehmen, daß es sich in ihnen um eigenartige Gleichgewichtszustände handelt, die sich in ihrer Ganzheitsgesetzlichkeit (Gestalt) jahraus jahrein konstant erhalten ... Das Resultat des gesamten Geschehens in diesem dreigliedrigen System ist nicht Erhaltung oder Begünstigung der beteiligten Individuen oder Populationen, sondern lediglich: Erhaltung des ökologischen Gleichgewichts der Volkszahlen, derart, daß der Bestand aller Systemglieder Jahr für Jahr in derjenigen Höhe gewahrt bleibt, auf die dieses Gleichgewichtssystem einmal eingespielt ist ... Nicht einseitiger Nutzen, sondern Erhaltung des Gleichgewichts eines gestalteten Systems ist das Endresultat all dieser Lebensvorgänge."

Der „ökologische System-Begriff" von Woltereck wurde von Tansley (1935) auf die gegenwärtige terminologische Form „Ökosystem" gebracht.

„I have already given my reasons for rejecting the terms complex organism and biotic community. Clements' earlier term biome for the whole complex of organism inhabiting a

given region is unobjectionable, and for some purposes convenient. But the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole system (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they form one physical system. It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth.

Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic factors are also parts – there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organic and the inorganic. These ecosystems, as we may call them, are of the most various kinds and sizes."

Durch das Ökosystem wird die Subjektbezogenheit des Umweltbegriffes aufgelöst und auf eine unterschiedlich große Zahl von Bestandteilen und Faktoren, deren Zusammenwirken die Selbstregulation des Systems erhält, ersetzt. Schlüsselartenökosysteme stellen einen Sonderfall dar, da ihre Stabilität im allgemeinen

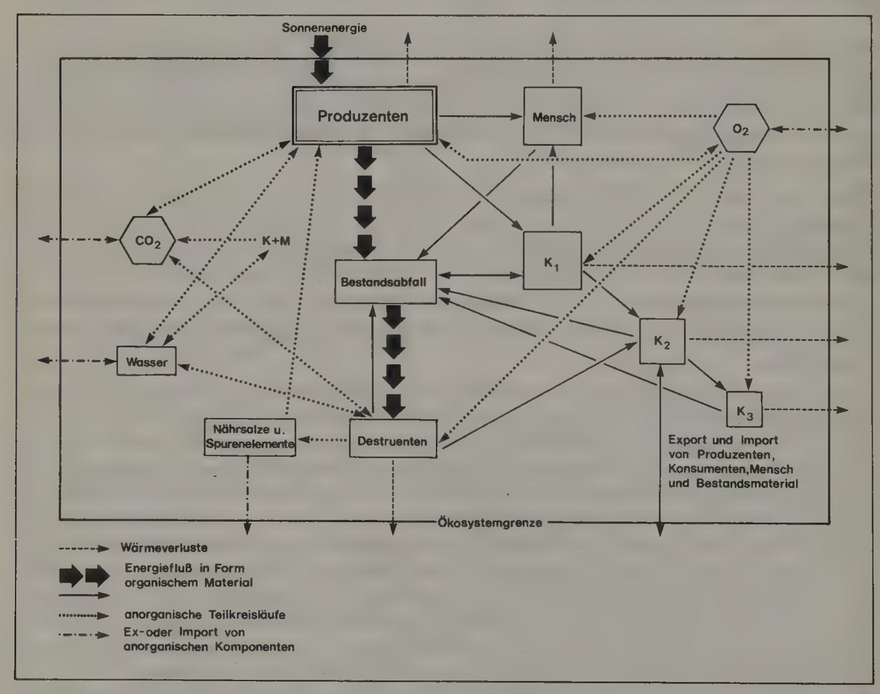


Abb. 59 Schematisierte Darstellung eines Ökosystems. Ökosysteme, deren Selbstregulationsfähigkeit durch den Menschen nicht beeinträchtigt ist, bezeichnen wir als natürliche Ökosysteme. Steigender Ersatz von Produzenten und Konsumenten durch den Menschen kennzeichnet den Übergang von natürlichen zu naturnahen und vom Menschen bewirtschafteten (z. B. Getreidefelder) zu urbanen Ökosystemen

nur von einer Art, der jeweiligen Schlüsselart, bestimmt wird. Schlüsselarten-Ökosysteme sind z.B. Biberseen (mit der Schlüsselart Biber), Ameisenhügel (mit der Schlüsselart Ameise), Nebkas (mit der Schlüsselart Tamariske) oder die Biozönosen in den Wassertrichtern der Bromeliaceen („Bromeliaceen-Faunula"), die *Nepenthes*-Arten (vgl. Varga 1928) und letztlich auch unsere Städte. Die Selbstregulationsfähigkeit auch einer Stadt ist nicht subjektiv bestimmbar, sondern naturgesetzlich bestimmt, mögen auch viele nicht-naturgesetzliche Prozesse in ihr ablaufen. Obwohl Ökosysteme offene Systeme darstellen, führt eine unterschiedliche Hierarchie der Wirkungsfaktoren und deren räumlicher Verbreitung zu „abgrenzbaren" Raumstrukturen. In Urlandschaften, in denen der Mensch noch keine wesentlichen Eingriffe in das Landesgefüge vorgenommen hat, verläuft die hierarchische Ordnung und räumliche Begrenzung terrestrischer Ökosysteme im allgemeinen korreliert zur Gesamtheit der geosphärischen Wirklichkeit an einer Erdstelle. Auf den kleinsten physisch-geographischen Einheiten einer Landschaft, den Physiotopen, entwickelt sich eine raumspezifische Biozönose, die mit ihrem Standort ein Ökosystem bildet, in das als kleinste Systeme noch Schlüsselarten-Ökosysteme eingeschaltet sein können.

Unter einer Biozönose (Möbius 1877) wird eine Lebensgemeinschaft verstanden, die den belebten Teil eines Ökosystems ausmacht und mit ihrem Standort (= Biotop) eine aufeinander angewiesene Einheit bildet, die über ihre eigene Dynamik verfügt. Einzeltiere können darin wechseln, das Bevölkerungssystem bleibt, wenn es auf die Umweltbedingungen eingespielt ist, in seinem kennzeichnenden Artenbestand gleich (= biozönotisches Gleichgewicht).

Möbius hatte diese selbstregulatorischen Fähigkeiten der Biozönose erkannt. An dem Beispiel der Sylter Austernbänke, für die er Aussagen über Lebensdauer und Produktivität liefern sollte, entwickelte er die gegenwärtig noch bedeutsamen Begriffsinhalte. Während wir die Biozönose als Bewertungskriterium rezenter Prozesse benutzen können, ist die Substanz des vergangenen biozönotischen Geschehens in den Biofazies erhalten geblieben.

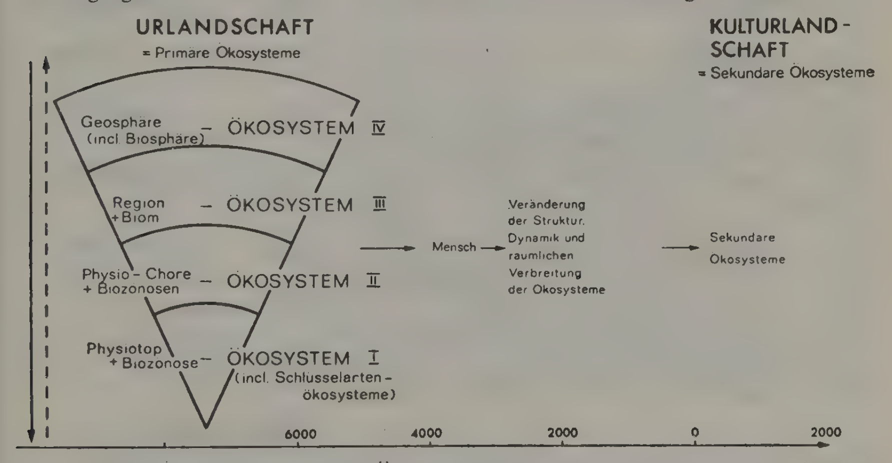


Abb. 60 Hierarchische Ordnung primärer Ökosysteme des Festlandes unter Urlandschaftsbedingungen (Näheres im Text)

Ökosysteme entfalten sich auf dem Untergrund von aus Physiotopen aufgebauten komplexen Landschaften. Diese sind eingefügt in das ranghöhere Ökosystem einer Region mit ihrem belebten Anteil, dem Biom. Das ranghöchste Ökosystem ist die Geosphäre mit ihrer belebten Hülle, der Biosphäre. Diese Hierarchie der Ökosysteme steht in wechselseitigem Zusammenwirken. Durch den Menschen wurden die primären Ökosysteme weitgehend umgestaltet. Die weltweite Belastung der Geosphäre mit Kumulations-, Summations- und Konzentrationsgiften hat die traditionelle Trennung zwischen Natur- und Kulturlandschaften weitgehend hinfällig gemacht.

Gegenwärtig gibt es nur noch sekundäre Ökosysteme, mit allerdings unterschiedlichem Ausmaß anthropogener Beeinflussung. Der Mensch als entscheidende Schlüsselart hat seit dem Neolithikum Struktur, Dynamik und räumliche Verbreitung der Ökosysteme verändert. Ökosysteme müssen gegenwärtig keineswegs mit

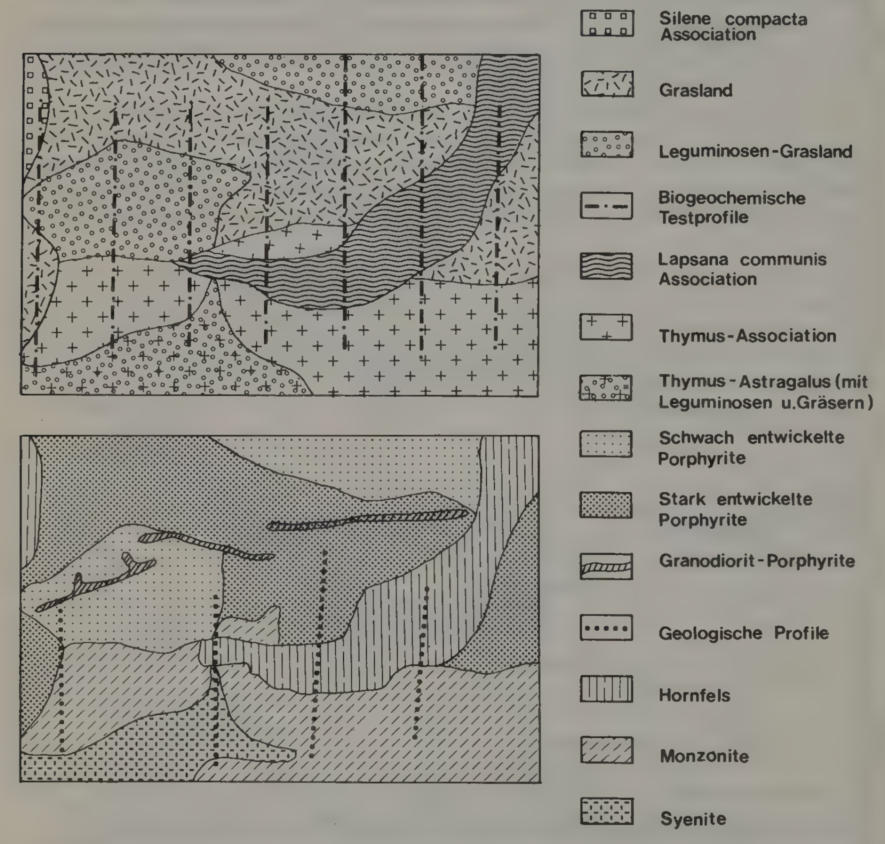


Abb. 61 Zusammenhang zwischen Physiotopgefüge eines Raumes (hier das Gebiet von Karmir-Karsky in der UdSSR) und den Vegetationsassociationen (nach Malyuga 1964)

den Physiotopen einer Landschaft übereinstimmen. Urbane Ökosysteme „sitzen" mit einer völlig neuen „Natürlichkeit" auf den ehemals naturnahen Systemen.

Ellenberg (1973) hat eine Klassifikation der naturnahen Ökosysteme (1. Hauptgruppe) der Erde nach funktionalen Gesichtspunkten vorgelegt (für marine, limnische, terrestrische, semiterrestrische). Für die zweite Hauptgruppe der Ökosysteme, die als urban-industrielle Ökosysteme vom Menschen her betrachtet werden müssen, fehlte bisher zwar noch nicht der wissenschaftstheoretische Ansatz, aber eine konsequente Klassifikation (Müller 1973, 1974).

Sutton und Harmon (1973) definieren ein „Human Ecosystem": „Indeed, man's interventions have created entirely new environments which we shall call human ecosystems" und unterscheiden „from a human point of view":

1. Mature Natural Ecosystems
2. Managed Natural Ecosystems
3. Productive Natural Ecosystems (farms, cattle, ranches, stripmined areas)
4. Urban Ecosystems.

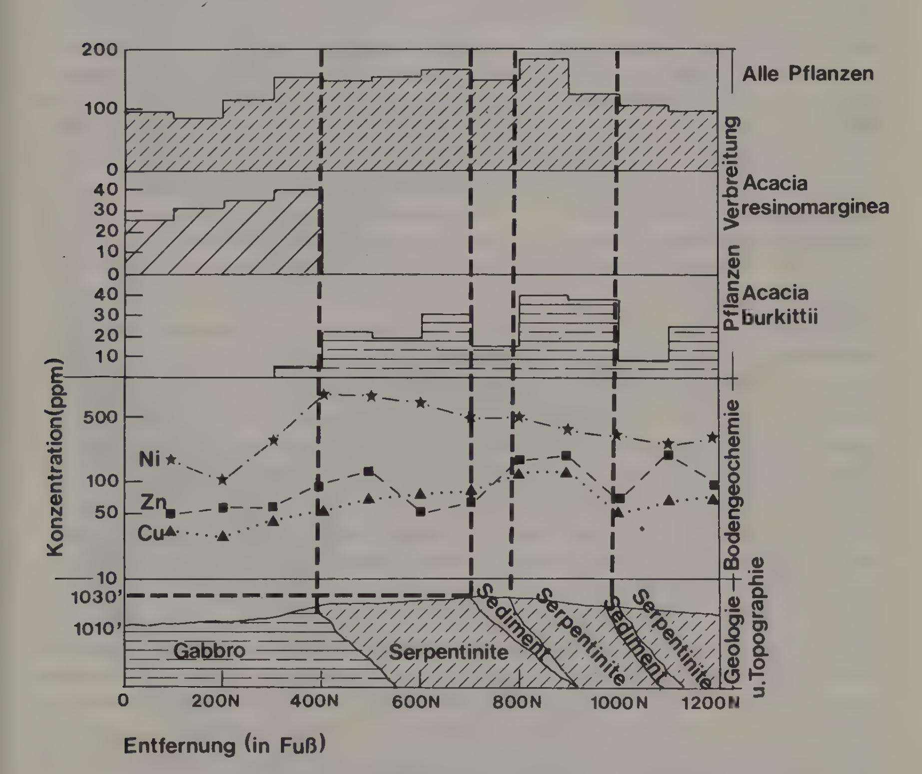


Abb. 62 Zusammenhang zwischen geologischer Struktur und Vegetationsabfolge an einem Beispiel aus Westaustralien (nach Angaben der Western Mining Corporation Ltd.)

5.2 Die Biome

Von diesen Makro- und Mikro-Ökosystemen sollen im folgenden nur einige (Biome, Seen, Fließgewässer und urbane Ökosysteme) exemplarisch behandelt werden. Dabei stehen die Biome zunächst im Vordergrund. Sie fügen sich als Lebensgemeinschaften ein in die großen Klima- und Vegetationsgürtel unserer Erde. Pflanzenformationen stellen die äußere Klammer dieser Lebensgemeinschaften dar. Unter Pflanzenformationen verstehen wir u.a. tropische Regenwälder, Bergwälder, Savannen, Tundren, Taigas oder Wüsten. „Die Grundlage für die Erhaltung allen Lebens in der Biosphäre bildet die primäre Produktion der grünen Pflanze, in der die Energie gespeichert ist, die bei der Photosynthese aus der Lichtenergie der Sonnenstrahlung in chemische Energie umgewandelt wird. Letztere dient zur Aufrechterhaltung aller anderen Lebensvorgänge, auch der des Menschen" (WALTER 1971). Jede Pflanzenformation besitzt eine spezifische Struktur (SCHMITHÜSEN 1968, DANSEREAU 1968). Pflanzenformationen mit den in ihnen lebenden Tierarten bezeichnen wir als Biome. Der Biom ist damit eine übergeordnete Einheit der Biozönose. Der Trockensavannenbiom setzt sich zusammen aus der Pflanzenformation „Trockensavanne" und einer die Trockensavanne kennzeichnenden Savannenfauna. Der Biombegriff geht auf CLEMENTS und SHELFORD (1939) und CARPENTER (1939) zurück, die unter Biom „plant matrix with the total number of included animals" verstanden. Im Biom sind alle Lebensgemeinschaften eines entsprechenden Raumes und deren Entwicklungsstadien enthalten. Der für die Biosphäre entscheidende Entwicklungsgedanke spielt im Biom eine bedeutende Rolle. Die Sukzessionsfolge der Biozönosen, „diese sich ewig wandelnde Mannigfaltigkeit eines Raumes in der Zeit wird durch den Biombegriff charakterisiert" (SCHMIDT 1969). Alle Biozönosen, die in ihrer Entwicklung dem gleichen Endzustand (Klimax) zustreben, gehören zum gleichen Biom, der, da er im wesentlichen klimatisch bedingt ist, nur durch grundlegende Klimawechsel umgestaltet werden kann. Der Biom bildet mit den abiotischen Elementen einer Region ein Makro-Ökosystem.

Zahlreiche Tiere, die in bestimmten Biomen leben, besitzen kennzeichnende Anpassungen. Diese Lebensformtypen können in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen ausgebildet werden (Konvergenz) und in räumlich weit getrennten Biomen auftreten. So besitzen Bodentiere im allgemeinen bezeichnende Anpassungen an das unterirdische Leben. Obwohl unterschiedlichen systematischen Gruppen zugehörend, finden sich beim australischen Beutelmull (*Notoryctes typhlops*), dem afrikanischen Goldmull (*Chrysochloris capensis*), dem europäischen Maulwurf (*Talpa europaea*) und dem Apotheker-Skink (*Scincus scincus*) der nordafrikanischen Halbwüsten in der Ausbildung des Kopfes und der Extremitäten bemerkenswerte Übereinstimmungen. Bei Wüstenschlangen (u.a. der nordamerikanischen Klapperschlange *Crotalus cerastes*, den Saharavipern *Cerastes vipera* und *Cerastes cerastes* und der Namibviper *Bitis peringueyi*) tritt als Anpassungsform an offene Landschaften Seitenwinden als Fortbewegungsform auf. Weitere hochinteressante Anpassungsformen sind das Eingraben in den Sand, das Verrücken der Augen an die Kopfoberfläche und das Verzichten auf das für Schlangen so kennzeichnende



Abb. 63 Verbreitung der wichtigsten Biome der Biosphäre.
Es bedeuten: Hylaea-Biome, Wüsten-Biome, Savannen-Biome, Silvaea-Biome, Oreale Biome, Steppen-Biome, Tundren-Biome, Taiga-Biome



Abb. 64 Verbreitung der zonalen Böden der Biosphäre.
Es bedeuten: Tundren und Hochgebirgs-Böden; Wüsten- und Halbwüstenböden; Podsole; Prärieböden und degradierte Chernozeme; Latosole; Chernozems bis Braunerdeböden

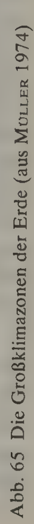


Abb. 65 Die Großklimazonen der Erde (aus Müller 1974)

Zischen als Warnung (dagegen werden die Schuppen aneinander gerieben). Viele Populationen zeigen Merkmalsgradienten, die korreliert zu in den jeweiligen Biomen oder Regionen vorhandenen Umweltparametern verlaufen. Häufig zeigen sie eine Abhängigkeit von geographisch-klimatischen Faktoren. Verschiedene Zoogeographische Regeln verdeutlichen diese enge Beziehung zwischen geographisch-klimatischen Faktoren und der Differenzierung der Taxa. Regelmäßigkeiten der geographischen Variabilität bezogen auf einen Klimagradienten (Klimaregeln) kommen zum Ausdruck u. a. in der:

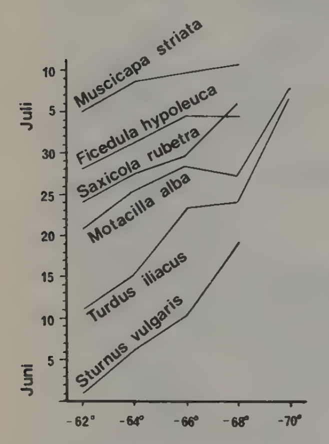


Abb. 66
Verschiebung der Brutzeit mit zunehmender Breitenlage in Finnland (nach HAARTMAN 1963)

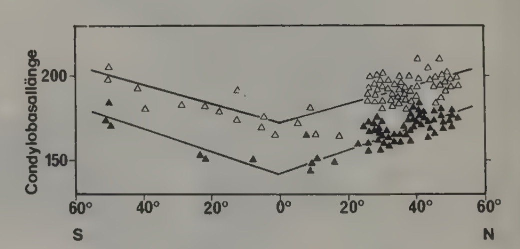


Abb. 67 Beziehung zwischen der Condylobasallänge des Schädels und dem Vorkommen (Breitengrade) des Puma (*Felis concolor*) in der Neuen Welt (nach KURTÉN 1973)
△ = Männchen
▲ = Weibchen

1. Bergmann'schen Regel, die eine Zunahme der Körpergröße von Warmblütlern in kälteren Klimaten impliziert;
2. Allen'schen Regel, die eine Verringerung der Länge von Körperanhängen (Extremitäten, Schwanz, Ohrmuschel) in kälteren Klimaten annimmt;
3. Rensch'schen Haarregel, die eine Haarreduktion bei Mammaliern mit steigender Temperatur voraussetzt;
4. Gloger'schen Regel, wonach Subspezies in warmen und feuchteren Gebieten stärker pigmentiert sind als in kühleren und trockeneren;
5. Hesse'schen Regel, wonach das relative Herzgewicht in kühleren Klimaten zunimmt.

Der Artenreichtum eines Bioms ist abhängig von der Vielfalt seiner Lebensbedingungen und von seiner Geschichte. Entscheidende Bedeutung hat der Nischenreichtum eines Standortes dann, wenn zahlreiche Arten innerhalb der Biozönose miteinander konkurrieren. Konkurrenzdruck und Zahl der Nischen in einem Biotop regeln den Artenreichtum und stehen in enger Beziehung zur Diversität

(vgl. Hylaea-Biom, S. 143). Je einheitlicher die Umweltbedingungen, um so weniger miteinander konkurrierende Arten können auf die Dauer gesehen nebeneinander leben. Je vielgestaltiger die Umwelt ist oder je schneller sich ihre Parameter ändern, umso mehr Arten können nebeneinander leben.

Die Richtigkeit dieser Regel läßt sich durch einfache Versuche aufzeigen, wie sie von Gauze (1934, 1944), Crombie (1946) und Frank (1952, 1957) durchgeführt wurden. Crombie brachte Käferarten der Gattung *Tribolium* und *Oryzaephilus* in Glaskästen zusammen. Hielt er die Kästen steril (ohne Glasröhrchen, in die sich die kleinere Art, *Oryzaephilus*, verkriechen konnte), so wurden Larven von *Oryzaephilus* nach etwa 170 Tagen von *Tribolium* ausgerottet. Bei Zugabe von feinen Glasröhrchen konnten beide Arten koexistieren.

Diese wenigen Hinweise sollen genügen, um zu verdeutlichen, daß die Beantwortung unserer anfangs gestellten Frage „Warum kommt Art X in Raum Y vor?" entscheidend von der ökologischen Struktur der Biosphäre geprägt wird.

5.2.1 Die Wüstenbiome

Kälte- und Trockenwüsten sind Lebensräume, die dem Leben außergewöhnliche Anpassungsformen abringen (Maloiy 1972).

In den Trockenwüsten lassen sich Halb- und Vollwüsten nicht immer deutlich voneinander trennen. Vielmehr umrahmen die Halbwüsten die ariden Kerne oder durchsetzen sie mosaikartig an klimatisch oder edaphisch begünstigten Stellen.

11 bis 12 aride Monate, unregelmäßige, meist unter 150 mm hohe Niederschläge im Jahr, scharfe Temperaturgegensätze zwischen Tag und Nacht (+56° bis −40° C), hohe Verdunstung durch Wüstenwinde (u. a. Samum, Harmattan, Ghibli, Schirokko) und Insolation sowie ein Überwiegen der mechanischen Verwitterung kennzeichnen die physikalischen Umweltbedingungen in Wüstenbiomen, deren größte Ausdehnung im kontinentalen Trockengürtel der altweltlichen Nordhalbkugel liegt. Nach dem vorherrschenden Untergrund lassen sich verschiedene Wüstentypen unterscheiden (Fels- oder Steinwüste = Hamada; Kieswüste = Serir; Lehmwüste = Sebcha, Takyr; Sandwüste mit Dünen = Erg und Barchanen; Salzwüsten), an die unterschiedliche Lebensformtypen gebunden sind. Die zeitliche und räumliche Verteilung der Niederschläge ist jedoch zweifellos der Faktor, der für das Pflanzenwachstum und Tierleben die einschneidendste Wirkung ausübt. Die chilenisch-peruanische Küstenwüste ist deshalb einer der größten pflanzenleeren Räume der Erde. Die Klimastation Arica verzeichnete in 39 Beobachtungsjahren nur 4 Jahre mit mehr als 2 mm Niederschlag.

Kennzeichnende zonale Böden der tropischen und subtropischen Trockengürtel der Erde sind die echten Wüstenböden (incl. Fließsandböden, Dünen, Takyr-Böden) und Halbwüstenböden (incl. Braune Halbwüstenböden, Sierozeme, Rotbraune Böden). Als intrazonale Böden treten häufig Solonchaks und Solonetzes auf. Zunehmende Aridität ist mit einer abnehmenden Tendenz zur Bodenbildung gekoppelt.

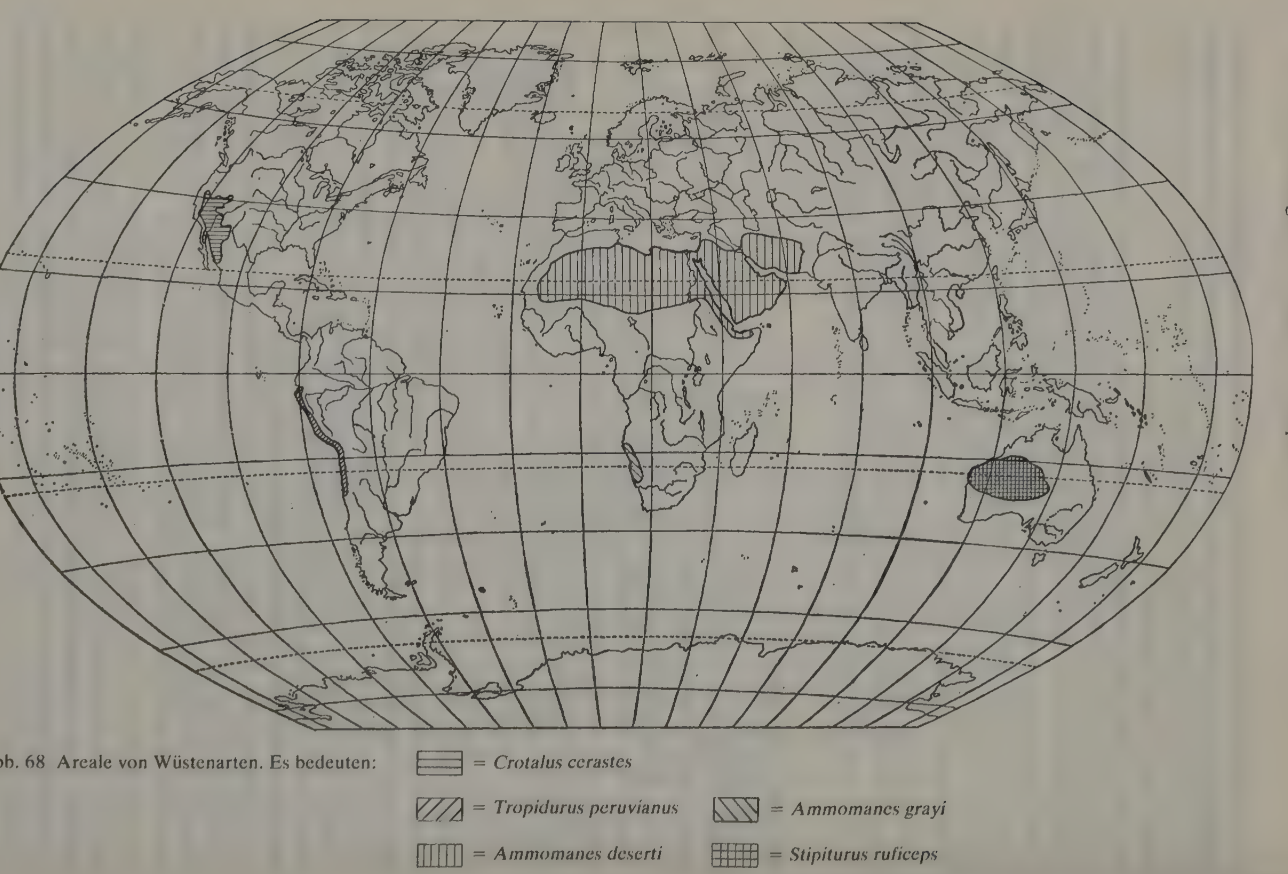


Abb. 68 Areale von Wüstenarten. Es bedeuten:
= *Crotalus cerastes*
= *Tropidurus peruvianus*
= *Ammomanes grayi*
= *Ammomanes deserti*
= *Stipiturus ruficeps*

In Grundwassernähe ändert sich das Bild der Wüsten oft schlagartig (u. a. Oasen). Einzelne Arten, die mit ihren tiefreichenden Wurzeln bis an grundwasserführende Schichten gelangen (u. a. Tamarisken), bauen im Zusammenspiel mit dem Wind Nebkas auf, die als Schlüsselarten-Ökosysteme Lebensraum für eine im übrigen Wüstengebiet fehlende Lebensgemeinschaft darstellen. Andere Habitatinseln, teilweise nur auf geringe Expositions- oder Reliefeffekte rückführbar, durchsetzen mosaikartig die einheitlich wirkenden Flächen.

Wüsten und Halbwüsten kommen in der Neuen Welt im südwestlichen Nordamerika (Sonora-Wüste, Mohave-Wüste, Death Valley, Niederkalifornien), an der südamerikanischen Pazifikküste von Peru (südlich 4° südl. Breite) und Chile sowie im nordwestlichen Argentinien vor. In der Alten Welt liegen die ausgedehntesten Wüstengebiete in der Sahara, auf der arabischen Halbinsel, in Asien (u. a. Gobi), in Zentral-Indien, in Südwestafrika und im westlichen Australien. Die australischen Wüsten (Eremaea) besitzen, da sie meist über 150 mm Niederschläge erhalten, Halbwüstencharakter. *Spinifex*-Halbwüsten wechseln mit Akazien und lockerem Kasuarinenbusch ab.

Flora, Fauna und auch der Mensch zeigen spezifische Anpassungsformen an die physikalischen Umweltbedingungen der Wüsten. Bei den Pflanzen ist auffallend, daß bei den meisten Arten weniger eine plasmatische Dürreresistenz ausgebildet ist, als daß sie vielmehr über die Regelung der Vegetationsdichte und des Wurzelsystems die zur Verfügung stehenden Niederschlagsmengen optimal ausnutzen (Walter 1972). Das führt naturgemäß dazu, daß der Artenreichtum, verglichen mit dem tropischen Regenwald, sehr gering und die Flächenverteilung extrem disjunkt ist. In der südamerikanischen Hamada wurden 250 Pflanzenarten auf 100000 km^2 und in der südtunesischen Sahara 300 Spezies auf 150000 km^2 gefunden. In den ökologisch stärker gegliederten zentralsaharischen Gebirgen steigt der Artenreichtum deutlich an (Hoggar = 350 Arten/150000 km^2; Tibesti = 568 Arten/200000 km^2; Aïr = 430 Arten/150000 km^2; Ennedi = 410 Arten/150000 km^2). In den trockensten und einförmigsten Gebieten der Sahara sinkt der Artenreichtum bei gleicher Flächengröße unter 50 (Djourab = 50 Arten/150000 km^2; Ténéré = 20 Arten/200000 km^2; Majabat = 7 Arten/150000 km^2).

Auf eine ökologische Asymmetrie innerhalb des trockenen Tropengürtels hat Stocker (1962) hingewiesen. Auf der äquatorwärtigen Seite der Wüsten reichen die Dornsavannenbiome mit vereinzeltem Baumwuchs oft unmittelbar bis zum Rand der Wüste, während zum gemäßigten Klimabereich hin nur baumfreie, höchstens mit Halbsträuchern durchsetzte Halbwüsten- und Steppenbiome anzutreffen sind.

Pflanzenarten, die in den vollariden Zonen überleben müssen (z. B. die Sahara-Arten *Aristida pungens, Anabasis aretioides, Genista saharae, Artemisia herba-alba*), besitzen über die Verteilungs-Anpassung hinausgehende ökophysiologische Adaptationen an den Wasserzustand, die Hydratur, ihrer Umgebung.

Regenpflanzen (u. a. *Mesembryanthemum, Mollugo*) sind in der Lage, nach kurzer Befeuchtung ihre Blüten zu entfalten. Poikilohydre, austrockungsfähige Pflanzen

sind aus Wüstengebieten besonders bei Algen, Flechten und Moosen bekannt. Aber es gibt auch eindrucksvolle Beispiele hierfür bei höheren Blütenpflanzen, die vermutlich sekundär diese Fähigkeit erworben haben. *Chamaegigas intrepidus* ist eine in seichten Wannen der ariden südwestafrikanischen Granitberge wachsende Wasserpflanze, die nach der Regenzeit in ihren völlig austrocknenden Tümpeln oft monatelang ausharren muß. Füllt sich nach Regenfällen die Mulde, so quellen die geschrumpften Wasserblätter schnell auf und erreichen kurzfristig die zehnfache Länge. Nach wenigen Tagen entwickeln sich die bereits angelegten Schwimmblätter und die sich über die Wasseroberfläche erhebenden Blüten. Der in Südwestafrika heimische „Buschtee“ *Myrothamnus flabellifolia* überdauert die mehrmonatige Trockenzeit an seinem Standort mit zusammengefalteten Blättern, die, obwohl sie so trocken sind, daß sie zu einem staubfeinen Pulver zerrieben werden können, dennoch eine sehr geringe CO_2-Produktion besitzen. Nach einem halbstündigen Regen entfalten sich die Blätter und sehen „frischgrün“ aus.

Xerophytische (z.B. die Grasart *Aristida pungens*), sukkulente (mit wasserspeicherndem Gewebe wie die ursprünglich rein amerikanischen Kakteen und die altweltlichen Euphorbiaceen), sklerophile (mit harten oder fehlenden Blättern und Verdornung), halophile (z.B. die in den abflußlosen Trockenbecken vorkommenden Chenopodiaceen) und ausdauernde Pflanzen (mit oft bis zum Grundwasser reichendem Wurzelsystem; Tamarisken mit bis zu 30 m tiefen Wurzeln) sind weitere für die Wüstenbiome kennzeichnende Lebensformtypen.

Das tierische Leben hat sich nicht nur an die physikalischen Wüstenbedingungen, sondern besonders an die zeitlichen und räumlichen Eigenschaften der Wüstenvegetation angepaßt. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß in den teilweise weit voneinander getrennten Wüsten unterschiedliche phylogenetische Verwandtschaftsgruppen durch ähnliche, konvergente Lebensformtypen vertreten sind. Sandwühler unter den Eidechsenartigen, Seitenwinder unter den Schlangen, Bipedie bei Wüstennagern, Wüstenfärbung bei zahlreichen Wüstenvögeln, Flügelreduktion bei Wüstenkäfern, starke Entwicklung von Salzdrüsen und ein Überwiegen der Nachtaktivität an der Erdoberfläche bei Säugetieren sind nur einige besonders auffallende Erscheinungsformen bei Wüstentieren. Hinzu kommen besondere physiologische Anpassungen, die vor allem auf den Minimumfaktor Wasser ausgerichtet sind (u.a. große Urinkonzentrationsfähigkeit, geringer Wasserverlust durch Verdunstung, geringer Wassergehalt des Kotes).

Unter den Wüstennagern überwiegen die Körnerfresser, und ihre bipede, schnelle Fortbewegungsweise muß als Anpassung an die zu überbrückenden großen Entfernungen bei der Nahrungssuche angesehen werden. Seltener sind blattfressende Wüstennager (vgl. u.a. KENAGY 1974), wie die nordamerikanische *Dipodomys microps*, die sich bevorzugt von den sehr salzhaltigen Blättern von *Atriplex confertifolia* ernährt, und die saharische *Psammomys obesus*, die auf Chenopodiaceen spezialisiert ist. Das Gebiß von *Dipodomys microps* ist an das Abschaben der salzreichsten äußeren Blattgewebeschichten angepaßt. Die unteren Nagezähne sind breit, vorne platt und meißelförmig. Die Verwandten von *Psammomys obesus* und *Dipodomys microps* sind überwiegend Körnerfresser.

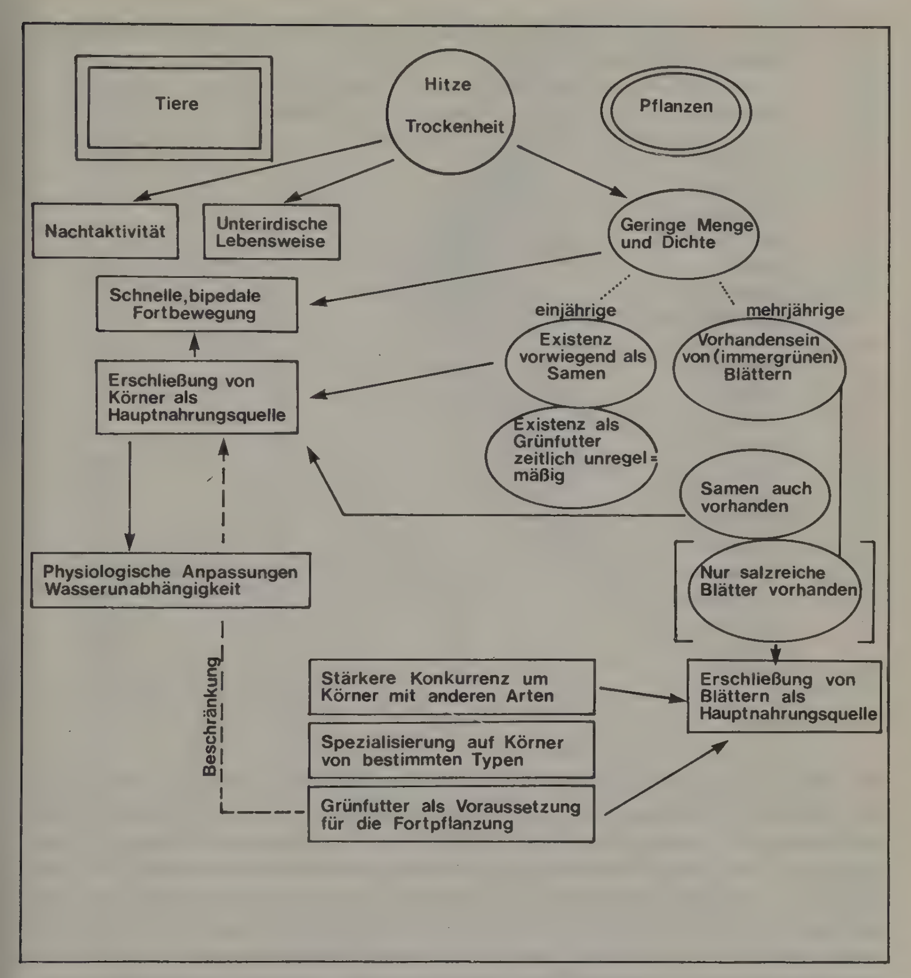


Abb. 69 Schematische Darstellung einiger die Evolution von Wüstennagern beeinflussender Faktoren (nach Kenagy 1974)

Typische Wüstentiere der Sahara sind die Wüstenspringmäuse (*Jaculus jaculus, Gerbillus campestris, Gerbillus nanus, Gerbillus gerbillus, Gerbillus pyramidum*), der Wüstenfuchs oder Fennek, die seltene Sandkatze (*Felis margarita*), der Dornschwanz *Uromastix* (mit Salzdrüsen), die Seitenwinder-Vipern *Cerastes cerastes* und *Cerastes vipera*, der Apothekerskink *Scincus scincus* („Poisson de sable"), die Wüstenlerchen (u. a. *Ammomanes deserti* mit Wüstenfärbung), die flügellosen Wüstenheuschrecken, die langbeinigen, fast 100 % flügellosen Tenebrioniden und die extreme Trockenheit ertragende Wüstenassel (*Hemilepistus reaumuri*).

Arthropoden aus der Deep Canyon Desert Research Area bei Palm Springs (Kalifornien; aus EDNEY 1974).

Ordnung	Familie	Gattung	Art
Araneae	16	25	25
Opiliones	1	1	1
Scorpiones	1	1	1
Solifugae	1	2	3
Isopoda	1	1	1
Thysanura	1	1	3
Ephemeroptera	1	1	1
Dermaptera	3	3	3
Orthoptera	7	18	18
Odonata	6	6	6
Plecoptera	2	2	2
Hemiptera	24	27	31
Homoptera	10	43	48
Thysanoptera	4	21	27
Neuroptera	7	13	32
Megaloptera	1	2	2
Trichoptera	3	4	4
Lepidoptera	22	96	118
Coleoptera	54	169	213
Hymenoptera	28	132	267
Diptera	52	226	354
Total	245	794	1160

Die Wüsten- und Halbwüstenarten Nordafrikas dringen in den meisten Fällen bis in die indischen Trockengebiete vor. Arten und Gattungen, die einem solchen Verbreitungstyp zuzuordnen sind, werden als saharo-sindhische Arten bezeichnet. Hierzu gehören zum Beispiel Käfer der Gattung *Mesostena*, die „wie das Dromedar an die Salzsteppen und Wüsten der west- und mitteleremischen Zone gebunden sind, wobei sie primär den Salz-, teilweise vielleicht auch Trockensteppen eigen sind und erst sekundär in die reinen Wüstengebiete transgredieren". Einen saharosindhischen Verbreitungstyp besitzt auch die von Algerien bis nach Ceylon vorkommende Sandrasselotter *Echis carinatus* und die psammophile Sandkatze (*Felis margarita*). Die saharosindhische Tier- und Pflanzenwelt muß als biogeographische Einheit verstanden werden.

In den Halbwüsten von Rajasthan trifft man bezeichnenderweise wieder zahlreiche aus der Sahara und den arabischen Wüsten bekannte Gattungen (unter den Mammaliern z. B. *Gerbillus*).

In der südwestafrikanischen Namib, die durch den Swakop in eine südliche, von Wanderdünen beherrschte, und eine nördliche (Steinwüste) Region gegliedert wird, treffen wir neben monotypischen Gattungsendemiten auch nahe Verwandte der saharo-sindhischen Tierwelt mit bezeichnenden Anpassungsformen an. Bereits

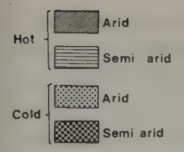
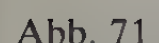




Abb. 70 Die ariden Gebiete Indiens (nach MANI 1974)



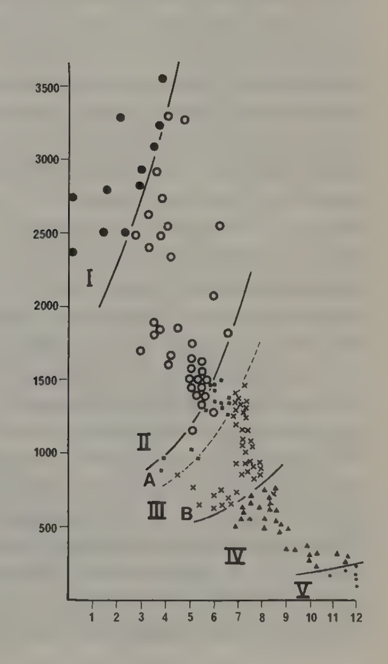


Abb. 71
Abhängigkeit indischer Biome von der Niederschlagshöhe und der Dauer der Dürrezeit (in Monaten; Abszisse).
Es bedeuten:
I = immergrüner tropischer Regenwald
II = halbimmergrüner tropischer Regenwald
III = Monsunwald (A = feuchter, B = trockner)
IV = Savanne
V = Wüste
Für die feuchten Vegetationstypen ist die Dürrezeit von größerer Bedeutung (Linien verlaufen steil), für die trockenen die Regenmenge (nach WALTER 1964)

aus dem Miozän ist die Wunderpflanze der Namib, *Welwitschia mirabilis*, bekannt, eine Gymnosperme, die ihren Namen zu Ehren ihres Entdeckers, des österreichischen Arztes WELWITSCH, erhielt. Durch tiefgehende Pfahlwurzel, klumpigen Holzkörper und zwei ledrige, ausdauernde, nur an der Basis fortwachsende Blätter und ihre zweihäusigen Blüten in zapfenartigen Ständen ist sie dem Leben in der Wüste ebenso gut angepaßt wie die Kieselstein- und Fensterpflanzen (*Lithops*), die sandbewohnenden Reptilien (*Palmatogecko rangei*, *Ptenopus garrulus*, *Aporosaura anchietae*, *Meroles cuneirostris*, *Meroles reticulatus*, *Acontias lineatus*, *Bitis peringueyi*) oder die in der Steinwüste vorkommenden Kriechtiere *Eremias undata*, *Rhoptropus afer*, *Rhoptropus bradfieldi*, *Cordylus namaquensis* und die hochspezialisierten Tenebrioniden. Besonders erwähnenswert ist der dünenbewohnende „Grabgecko" *Ptenopus garrulus*, da er zu unterirdischer Lebensweise übergegangen ist.

Viele Gemeinsamkeiten besitzt die Namib mit der südamerikanischen Atacama. Beide sind Küstenwüsten, die durch kalte Meeresströmungen bedingt werden. Auflandige Winde geben beim Überstreichen des kalten Humboldt- bzw. Benguela-Stromes ihre Niederschläge ab, erwärmen sich über Land wieder und sind somit ungesättigt. In beiden Küstenwüsten kommt es zu gefürchteten Nebelbildungen ohne wesentliche Niederschläge, den südamerikanischen Garuas. Ein zusammenhängender Pflanzengürtel fehlt. Weite Gebiete sind pflanzenfrei. Stellenweise treten inselartig Tillandsien- (Bromeliaceen) und Kakteen-Arten (u.a. *Eulychnia*, *Copiapoa*, *Philocopiapoa*, *Mila*, *Borzicactus*, *Weberbauerocereus*) auf.

Unter den Tierarten fehlen die in den altweltlichen Wüstengebieten auftretenden Agamiden völlig. Sie werden durch die Iguaniden (u.a. *Ctenoblepharis adspersus*, *Tropidurus peruvianus*) und Teiiden (u.a. *Dicrodon guttulatum*, *Dicrodon heterolepis*) ersetzt. Auch die Viperiden fehlen in der Neuen Welt.

An ihre Stelle treten in Südamerika die Lanzenottern der Gattung *Bothrops*, die jedoch in den Wüstengebieten nur durch zwei Arten vertreten werden, in den Waldformationen jedoch in zahlreichen Spezies vorhanden sind. Im Vergleich zur Namib ist es bemerkenswert, daß bei Atacama-Tieren offensichtlich keine extremen Wüstenanpassungen vorhanden sind, was für ein jüngeres Alter der neotropischen Wüstenbiome spricht.

Während der kalte Humboldtstrom die Wüstenbedingungen der Atacama schafft, stellt er im marinen Bereich eine Zone höchster Phyto- und Zoomassen-Produktion dar. Bedingt durch eine gewaltige Phytomassen-(Algen-)Entwicklung kommt es zur Ausbildung eines individuenreichen, vielgestaltigen tierischen Lebens, das sich in verschiedenen Nahrungsketten auf der pflanzlichen Biomasse aufbaut. Zahlreiche Nahrungsketten enden dabei über Seevögel in den ariden terrestrischen Ökosystemen. Besondere Bedeutung besitzen dabei für die im pazifischen Südamerika lebenden Seevogelpopulationen die gewaltigen Fischpopulationen (u.a. Sardinen) im Humboldtstrom. Die Abfallstoffe der Seevögel, die sich von den Kleinfischen ernähren, werden auf einigen Inseln (u.a. den peruanischen Chincha-Inseln) zu einem bis 60 m mächtigen Belag, dem Guano, aufgetürmt. Guano findet sich auf den Vogelinseln und -bergen an den regenarmen, subtropischen Westküsten der Kontinente (besonders Peru, Chile und Südwestafrika).

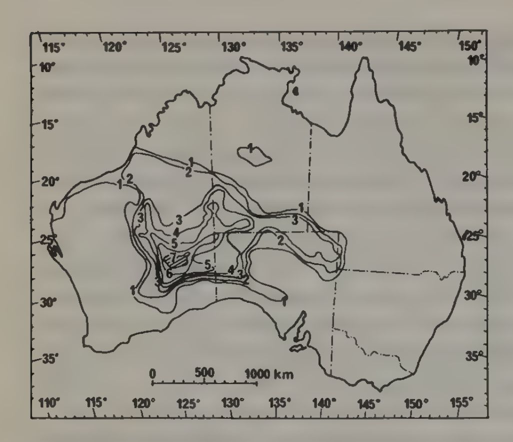
Der jährliche Zuwachs des wegen seines hohen Phosphatgehaltes als Düngemittel begehrten Guano, den die Araber bereits im 12. Jahrhundert auf den Bahrein-Inseln förderten, um ihre Weinstöcke und Palmen zu düngen (ALEXANDER VON HUMBOLDT und JUSTUS LIEBIG wiesen als erste Europäer auf seine Bedeutung als Düngemittel hin), wird auf 200000 Tonnen geschätzt. Allein auf den Chincha-Inseln, auf denen Guano schon von den vorinkanischen Chimus gewonnen wurde, wurden zwischen 1851 und 1872 rund 10 Millionen Tonnen Guano gefördert.

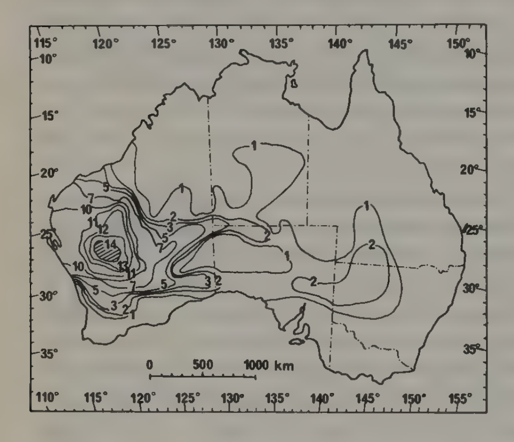
Auf zahlreichen Pazifikinseln, z. B. auf der 32 km^2 großen, aus 2000 m Tiefe aufsteigenden Koralleninsel Nauru (0° 32′ S/166° 55′ O), ist der Korallenkalk durch die Seevogelexkremente und das Regenwasser aufgelöst und in Phosphat umgewandelt. Die Phosphatproduktion auf Nauru, die letztlich auf eine tierische Nahrungskette zurückgeführt werden kann, beträgt 2 Millionen Tonnen pro Jahr und erlaubt den Inselbewohnern eine Sozialgesetzgebung, wie sie nur in wenigen Ländern verwirklicht ist (16,– DM als einheitliche Monatsmiete, kostenloser Schulbesuch, Telefonbenutzung, Krankenhausaufenthalt u. a.). Künstliche Guanoinseln vor dem südafrikanischen Festland (als Bretterplattform) haben bei Swakopmund einen jährlichen Guano-Zuwachs von 6 cm. Aufgrund von Färbung, Alter und Phosphorsäuregehalt lassen sich zwei Guano-Arten unterscheiden:
1. roter (= fossiler) Guano mit 20 bis 30 % Phosphorsäure,
2. weißer (= rezenter) Guano mit 10 bis 12 % Phosphorsäure, 10 bis 12 % Stickstoff und 3 % Kali.

Die wichtigsten Guanovögel Südamerikas sind der Guano-Kormoran *Phalacrocorax bougainvillii* (Brutvogel von der Buenaventura-Bucht in Kolumbien, den peruanischen Küsteninseln bis zur Mocha-Insel von Chile), der an den Küsten von Süd- und Zentralamerika weitverbreitete Pelikan *Pelecanus occidentalis* und mehrere Baßtölpel-Arten (*Sula nebouxii, Sula variegata, Sula dactylatra*). Allein auf der Südinsel der Chincha-Gruppe enthält die Kolonie von *Phalacrocorax bougainvillii* etwa 360000 Individuen und siedelt auf 60000 m^2 (3 Nester pro Quadratmeter). Der Pinguin *Spheniscus humboldti* baut seine Bruthöhlen in den Guano hinein.

Obwohl im allgemeinen nur Vogelarten der Ordnung Pelecaniformes „Guanovögel" stellen, gibt es einige bemerkenswerte Ausnahmen. Zu ihnen zählt z. B. die Rußseeschwalbe (*Sterna fuscata*) auf der Atlantikinsel Ascension. Von geringerer wirtschaftlicher Bedeutung sind der von Fledermäusen in Höhlen „erzeugte" Guano und der Robben-Guano. Durch das Einbringen von Guano in Höhlen beeinflussen Fledermäuse allerdings die Diversität von Höhlen-Zoozönosen.

Auf gleicher geographischer Breite wie die Kalahari liegen die australischen Wüsten (Eremaea). Im Süden werden sie durch die sich 700 km ostwestlich erstreckende Nullarbor-Ebene auf verkarsteten, tertiären Kalken begrenzt. Akazien herrschen in den Randlagen vor, während in den Sand- und Tonebenen Saltbush-Halbwüsten mit den beiden Leitarten *Atriplex vesicaria* (Saltbush) und *Kochia sedifolia* (Bluebush) dominieren. Mosaikartig verbreitet treten hartblättrige Igelgrasbestände mit *Triodia pungens* und *Plectrachne schinzii* auf. Im für Gehölzwuchs begünstigten Mulgascrub dominieren *Acacia aneura*, *Cassia*- und niedrige *Eukalyptus*-Arten. Zur bezeichnenden eremialen australischen Tierwelt





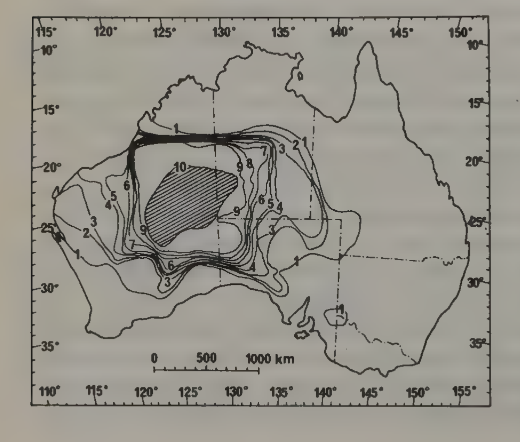


Abb. 72
Artenzahllinien australischer Wüstenreptilien (nach Pianka 1972).
Oben = Sandhügel-Arten
Mitte = *Acacia*-Shrub-Arten
Unten = Arten der mit *Triodia* bestandenen Sandebenen

gehören Springbeutelmäuse (*Antechinomys laniger, Antechinomys spenceri*), das Zottelhasenkänguruh (*Lagorchestes hirsutus*), die Vogelarten *Polytelis alexandrae* und *Stipiturus ruficeps* und allein über 70 verschiedene Kriechtierarten. Die Agame *Amphibolurus isolepis* bewohnt die Wüsten des westlichen und zentralen Australiens und ernährt sich hauptsächlich von Ameisen, kleinen Arthropoden und Pflanzenteilen. Ökologisch ist die Art streng an Sandböden gebunden und fehlt auf den eingestreuten Felsplateaus. Diese ökologische Spezialisierung ist kennzeichnend für die meisten australischen Wüstenkriechtiere. PIANKA (1972) konnte zeigen, daß besonders „Sandridge, shrub-*Acacia*, and sandplain-*Triodia* habitats are three particularly important desert habitats to which lizards have become specialized". Bei 72 von insgesamt 94 in den australischen Wüstenbiomen auftretenden Arten stellte er folgende Areal- bzw. Adaptationstypen fest:

7 Ubiquisten
8 Nordarten
10 Südarten
6 Eremaea-Arten
7 Zentralrelikte
8 Sandridges-Arten
16 Shrub-*Acacia*-Arten
10 Sandplain-*Triodia*-Arten

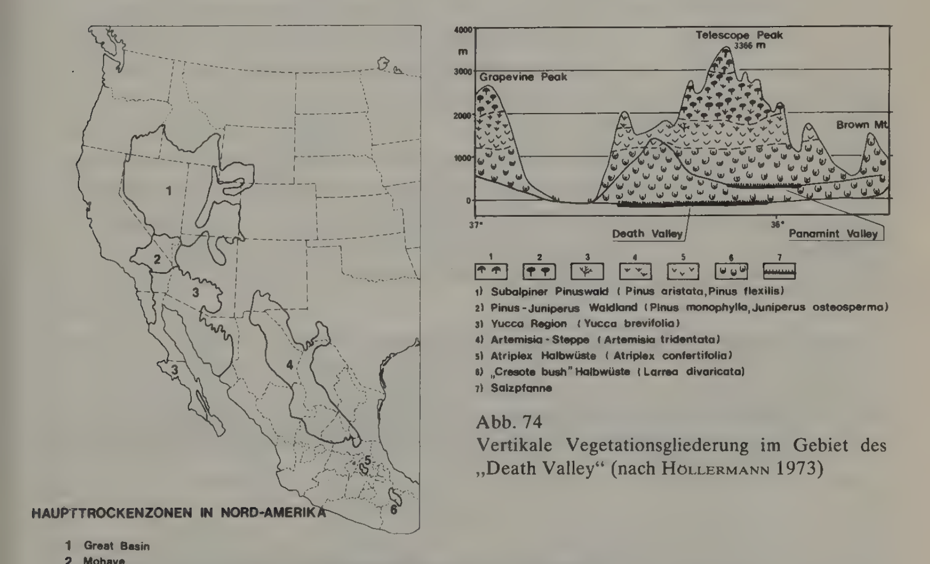


Abb. 74
Vertikale Vegetationsgliederung im Gebiet des „Death Valley" (nach HÖLLERMANN 1973)

Abb. 73 Die wichtigsten ariden Gebiete der Vereinigten Staaten und Mexikos (nach SHREVE 1942)

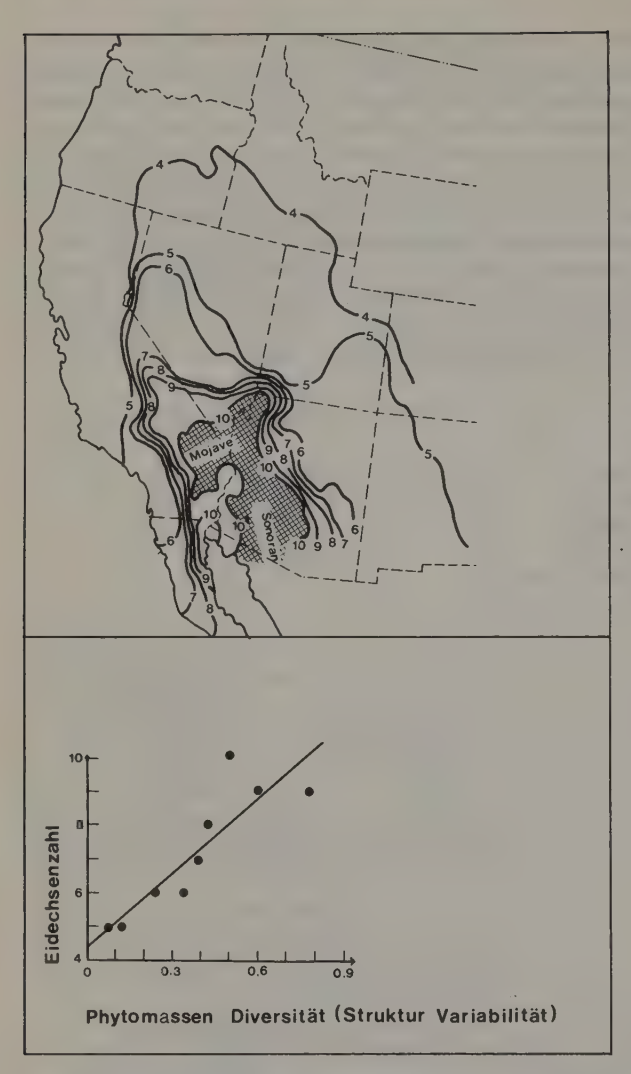


Abb. 75 Artenzahlkurven und Diversitätsmaximum (schraffiert) in nordamerikanischen Halbwüsten vorkommender Eidechsenarten. Die Eidechsenzahl verläuft in Abhängigkeit von der Phytomassen-Diversität (nach PIANKA 1967)

Die nordamerikanischen Wüstenbiome zeigen außer holarktischen Verwandtschaftsbeziehungen zahlreiche Beziehungen nach Südamerika. RZEDOWSKI (1973) hat für die Vegetation diese Arealverknüpfungen dargestellt.

Gattungs-Verwandtschaft zwischen den Floren arider Gebiete Mexikos und anderen Trockengebieten.

	Great Basin (USA, 142 Gattungen)	Peruanische Wüste (210 Gattungen)	Monte Region (Argentinien, 163 Gattungen)	Sahara (376 Gattungen)	Eremaea (Australien, 153 Gattungen)
Chihuahua (258 Genera)	26,5 %	33,3 %	42,1 %	19,0 %	20,0 %
Baja California und Sonora (272 Genera)	24,9 %	31,0 %	37,0 %	19,9 %	23,3 %

5.2.2 Die Savannenbiome

Der aus dem spanischen Sabana (= Grasebene) kommende Begriff wird heute ausschließlich auf Grasfluren der wechselfeuchten Tropen bezogen, unabhängig davon, wie sie entstanden und in welchem Maße sie mit Bäumen oder Sträuchern durchsetzt sind. Drei unterschiedliche Savannenformen, die im wesentlichen durch großklimatische Bedingungen bestimmt werden und durch charakteristische Bodentypen gekennzeichnet werden können, lassen sich unterscheiden:

a) Feuchtsavannen und Campos Cerrados mit 3 bis 5 ariden Monaten,
b) Trockensavannen mit 6 bis 7 ariden Monaten,
c) Dornsavannen mit 8 bis 9,5 ariden Monaten.

Wie Jätzold (1970) jedoch am Beispiel seiner Agrarklimaklassifikation nachgewiesen hat, genügt die Zählung der ariden und humiden Monate allein nicht, „sondern auch die Intensität, die Verteilung auf das Jahr und die Jahresbilanz von Niederschlag und Verdunstung müssen berücksichtigt werden".

Die Savanne ist innerhalb der Tropen der schroffe Gegensatz zum Regenwald. „Durch das ganze tropische Afrika geht der Gegensatz dieser beiden verschiedenen Welten. An den dunklen, feindlichen Wald grenzt das offene, heitere Grasland" (Waibel 1921).

Groß ist der Anteil an „feuerfesten" Bäumen (Pyrophyten), die durchschnittlich 6 bis 12 m Höhe erreichen, regengrün, großblättrig und dickborkig sind. Die in den Feuchtsavannen auftretenden Galeriewälder bleiben von Bränden verschont. In den Trockensavannen fallen nur noch zwischen 500 bis 1100 mm Niederschläge. Ältere Autoren haben manche Formen der Trockensavannen wegen ihres gelichteten Baumwuchses als „Obstgartensteppen" bezeichnet. Die 1 bis 2 m hohe Grasflur besteht aus getrennt wachsenden, keinen geschlossenen Rasen mehr bildenden, hartblättrigen Horsten. Die 5 bis 10 m hohen Bäume, die in der Trockensavanne auch völlig fehlen können, gehören in der Mehrzahl zu Wuchsformen laubabwerfender Trockenwälder. Lianen fehlen in der Trockensavanne. Nur noch 200 bis 700 mm Niederschlag fallen in den Dornstrauchsavannen (=

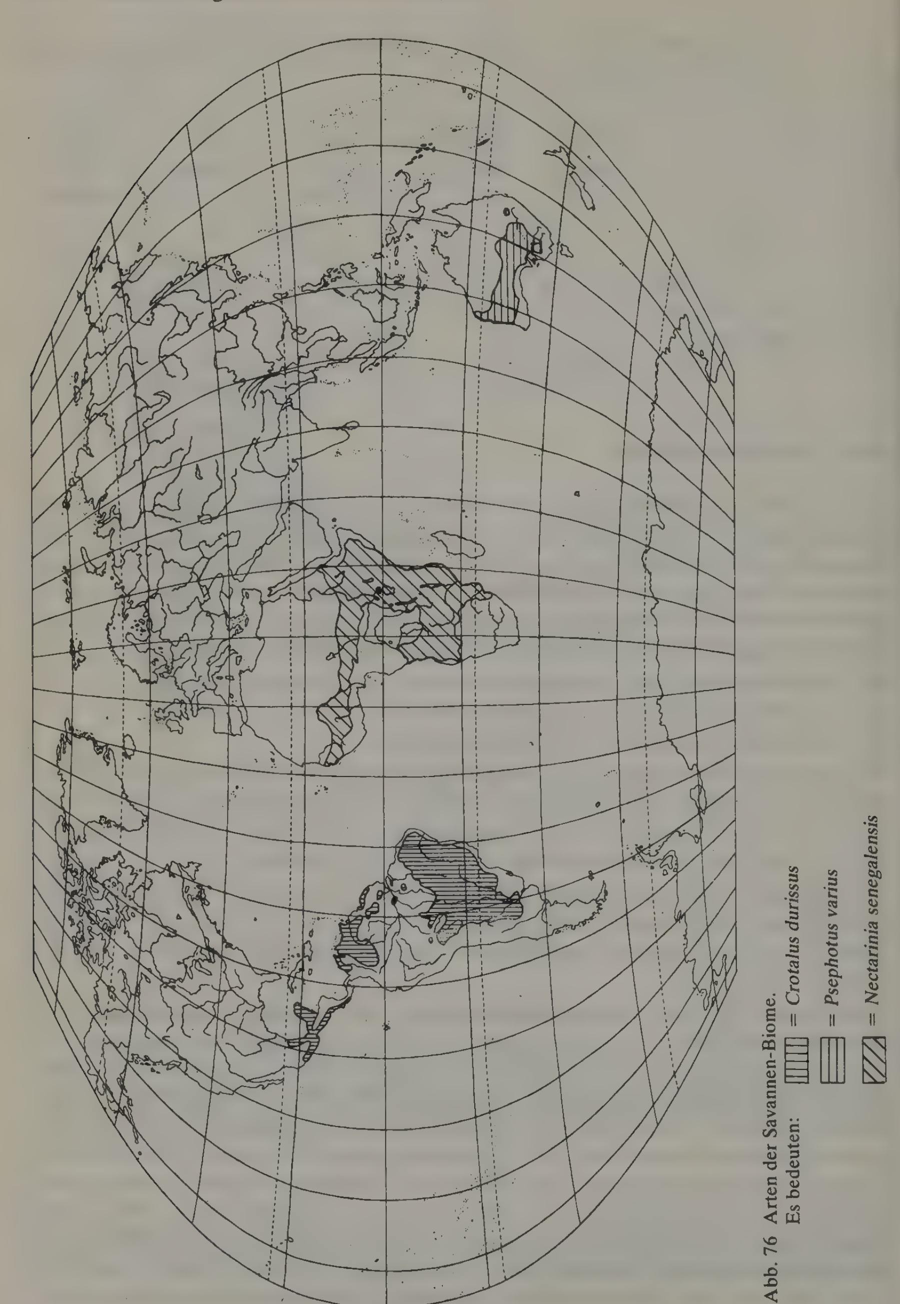


Abb. 76 Arten der Savannen-Biome.
Es bedeuten: = *Crotalus durissus*
= *Psephotus varius*
= *Nectarinia senegalensis*

Dornstrauchsteppen), die entsprechend der hohen Zahl trockener Monate (8 bis 10) nur noch einen 30 bis 60 cm hohen regengrünen Graswuchs besitzen. Die Dornsträucher, wie Akazien und Mimosen, überwiegen. Bäume mit Rindenassimilation und Stammsukkulenz (z. B. Affenbrotbaum = *Adansonia digitata*; Flaschenbaum = *Adenia globosa*) treten auf. Im australischen „Brigalow-Scrub" sind es Akazien (Brigalow = *Acacia harpophylla*), Flaschenbäume (*Brachychiton rupestris*) und *Eukalyptus*-Arten. In der brasilianischen Caatinga kommt es zur Ausbildung eines Dornsavannenwaldes mit Bromeliaceen und Kakteen.

An die Savannenformation ist eine bestimmte Tierwelt angepaßt. In den afrikanischen und indischen Savannen prägen besonders die Huftiere das Landschaftsbild. In den ostafrikanischen Savannen gehören zur Savannenfauna die Steppenzebras, Massaigiraffen, Hartebeests, Topis, Wasserböcke, Impalas, Thomson-, Grant- und Giraffengazellen, Kaffernbüffel, Spitzmaulnashörner, Elefanten, Tüpfelhyänen, Schabrackenschakale, Hyänenhunde, Geparde, Strauße, Sekretäre und Puffottern. Zahlreiche afrikanische Sperlingsvögel sind obligatorische Savannenarten (u.a. *Mirafra africanoides, Mirafra cordofanica, Nilaus afer* und die Feuerweber *Euplectes orix, E. franciscanus* und *E. nigroventris*). Gegenüber den afrikanischen Savannen sind die indischen weitaus artenärmer, obwohl die afrikanische Savannenfauna zu einem großen Teil, wie die Fossilfunde von Siwalik u.a. zeigen, orientalischen Ursprungs ist. In den australischen Savannen überwiegen Beuteltiere, Papageien-, Sittich- und Prachtfinkenarten.

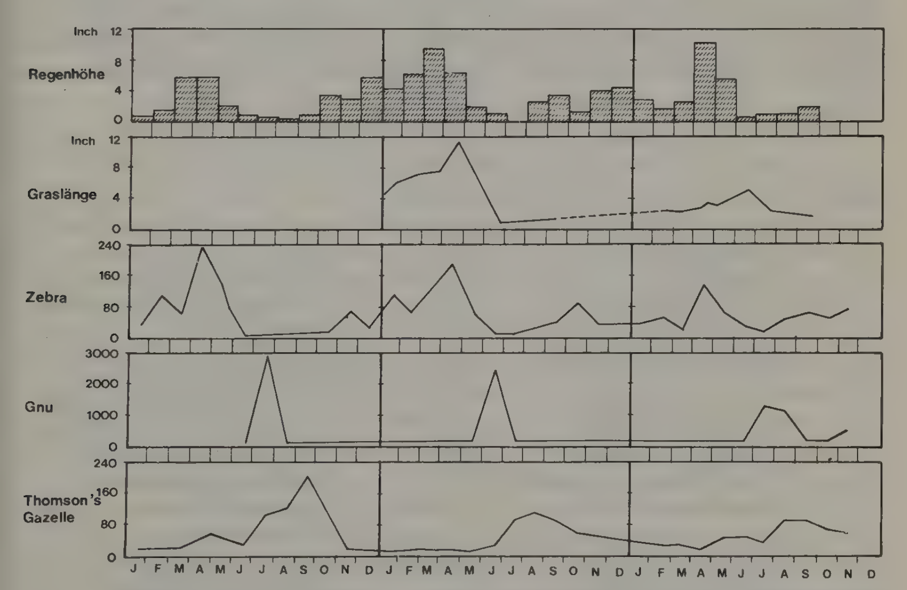


Abb. 77 Beziehung zwischen Niederschlägen, Graslänge und Großtiersukzessionen in der afrikanischen Savanne (nach Bell, aus Remmert 1973). Langes Gras wird zunächst von Zebras beweidet, denen Gnus und schließlich Thompson-Gazellen folgen

Den afrikanischen Strauß vertreten in Australien die Emus. Die südamerikanischen Savannen (vgl. Campo Cerrado) sind ebenso wie die australischen sehr arm an Großtieren. Nandu, Mähnenwolf, Pampahirsch und Seriema sind hier zu nennen. Die Altweltgeier Afrikas und Indiens werden durch die Neuweltgeier vertreten.

Zwei besondere Formen der Savannen sind die Überschwemmungs-Savannen und die Termitensavannen. Die Überschwemmungssavannen besitzen bis 3 m hohe Grasfluren, die ein bis zweimal im Jahr überflutet werden. Flußbegleitende natürliche Uferdämme tragen meist Baumwuchs, Dammuferwälder oder Bancowälder, immergrüne oder teilweise laubabwerfende Bestände, oft mit Palmen, in Südamerika besonders *Mauritia vinifera* und *Copernicia cerifera*, in Afrika *Hyphaena*-Arten und die Delebpalme (*Borassus*).

Während in den Überschwemmungssavannen das Klima die Umwelt der Tiere prägt, gestalten in den Termitensavannen, ähnlich wie beim Aufbau der Korallenriffe, Tiere das Bild der Landschaft. Durch ihre Bauten und die Bodenbearbeitung ermöglichen Termiten und in Südamerika auch die Blattschneiderameisen das regelmäßige Auftreten feuchtigkeitsliebender Gehölze. Die Auffassung, daß sich diese Waldinseln nur auf verlassenen Termitenhügeln bilden, ist in dieser allgemeinen Form nicht mehr vertretbar. Die Hauptmasse aller bekannten Termitenarten (etwa 1900 Arten) lebt in den Tropen und Subtropen. 41 Arten sind allerdings auch aus der Palaearktischen Region bekannt. Den größten Artenreichtum besitzt Afrika mit 570 Arten und 89 Gattungen. Auffallend ist dabei, daß viele dieser Arten im Gegensatz zu Australien im eigentlichen Regenwald leben. Die Savannen- und Regenwaldarten bauen ihre Nester je nach Art unterschiedlich weit auseinander. LEE und WOOD gaben hierzu 1971 eine interessante Übersicht.

Häufigkeit von Termitenhügeln

Art	Zahl der Hügel/ha	Vorkommen
Anacanthotermes ahngerianus	162	Zentralasiatische Steppen
Coptotermes lacteus	1–2	Trockenwälder Südaustraliens
Odontotermes sp.	5–7	Kenya-Savannen
Macrotermes bellicosus	2–3	Kongo-Savannen
Macrotermes spp.	3–4	Ostafrikanische Savannen
Nasutitermes exitiosus	4–9	Trockenwälder Südaustraliens
Nasutitermes triodiae	3–7	Baumsavanne Nordaustraliens
Nasutitermes magnus	61	Ostaustralisches Weideland
Trinervitermes trinervoides	534	Südafrikanische Savannen
Amitermes laurensis	28–210	Savannen-Waldland Nordaustraliens
Drepanotermes spp.	über 350	Halbtrockenwald in Australien
Cubitermes fungifaber	875	Tropischer Kongo-Regenwald
Cubitermes exiguus	0–652	Kongo-Savannen
Cubitermes sankwensis	8–550	Kongo-Savannen

Dabei ist es jedoch wichtig hervorzuheben, daß die Termitensavannen nicht von allen Arten „erzeugt" werden können. Fuller (1915) hat als Arten solcher „Parkländer" in Natal besonders *Macrotermes natalensis* festgestellt. In Afrika sind es *Macrotermes falciger, Macrotermes bellicosus, Macrotermes subhyalinus* und *Macrotermes natalensis*, die im Regenwald fehlen.

Die Savannen stellen die Schwarmbildungsgebiete der Wanderheuschrecken dar. Argentinien gab zur Bekämpfung der Wanderheuschrecken zwischen 1897 und 1933 im Durchschnitt mehr als 300000 englische Pfund, die Südafrikanische Union 1934 allein 140000 englische Pfund und die USA von 1925 bis 1934 4500000 Dollar aus. Im September 1948 wurden in Madagaskar 10000 Tonnen Reis durch Heuschrecken vernichtet. Durch die Gründung des Anti-Locust-Research Centre in London und in enger Zusammenarbeit mit der FAO wurden 1946 und 1948 weltweite Abkommen zur Bekämpfung der Wanderheuschrecken abgeschlossen.

Uvarov (1921, 1951) konnte nachweisen, daß jede Wanderheuschrecke eine Wanderphase (phasis gregaria) und eine Solitärphase (phasis solitaria) besitzt, die morphologisch, physiologisch und in ihrem Verhalten sich unterscheiden und die experimentell ineinander übergeführt werden können. Das Auftreten der Wanderphase bei *Locusta migratoria* und *Schistocerca gregaria* hängt ursächlich nicht mit Nahrungsmangel, sondern mit einer stärkeren Vermehrungsrate und damit höherer Populationsdichte zusammen, die auf häufigere Regenfälle an den Arealgrenzen zurückgeführt werden kann, durch hohe Temperaturen bei Druckabfall begünstigt und über die Corpora alata gesteuert wird. Bereits die Larven der gregaria-Phase beginnen mit der Wanderung (300 bis 350 m/Tag), die in verstärktem Maße durch die Alttiere fortgesetzt wird. Es kommt zum Aufbruch, der von Sonne, Temperatur und Wind abhängig ist, und zu gewaltigen Schwarmbildungen, die weitgehend passiv durch den Wind verdriftet werden. Die Flugleistung der einzelnen Heuschrecken ist dabei der Windgeschwindigkeit hervorragend angepaßt.

Während *Locusta* gewaltige Strecken zurücklegt, unternehmen *Calliptamus* und *Dociostaurus* meist nur kleinere Wanderungen. Die häufig bei Regen einfallenden Wanderheuschrecken beginnen zu fressen, legen zum Teil Eier ab (70 bis 100 pro Weibchen), um erneut weiter zu wandern. So entstehende Kleinpopulationen von *Locusta migratoria* können sich unter Umständen lange halten. Durch wechselnde Windrichtung kann es sogar zu einer Rückwanderung kommen, wie sie für eine große Wanderung von *Melanoplus mexicanus* 1876 von den Rocky Mountains aus in Richtung Mississippi mit einem einheitlichen Rückflug im Jahre 1877 beschrieben wurde. Während durch die Heuschreckenarten *Calliptamus italicus* und *Dociostaurus maroccanus* in den vergangenen Jahrzehnten in Südeuropa noch Kalamitäten auftreten konnten und durch *Calliptamus* im Juni 1930 bei Wien ein Eisenbahnzug zum Stehen gebracht wurde, ist die Gefahr durch *Locusta migratoria* in Europa gebannt. Die „Ausbruchsgebiete" von *Locusta* liegen in unkultivierten, jene von *Calliptamus* in landwirtschaftlich genutzten Gebieten. Noch 1947 wurden 300 ha Kulturland in Niederösterreich durch Calliptamus geschädigt, und im Juni 1930 kam es zu einer Massenvermehrung der Art auf dem Griesheimer Sand bei Darmstadt.

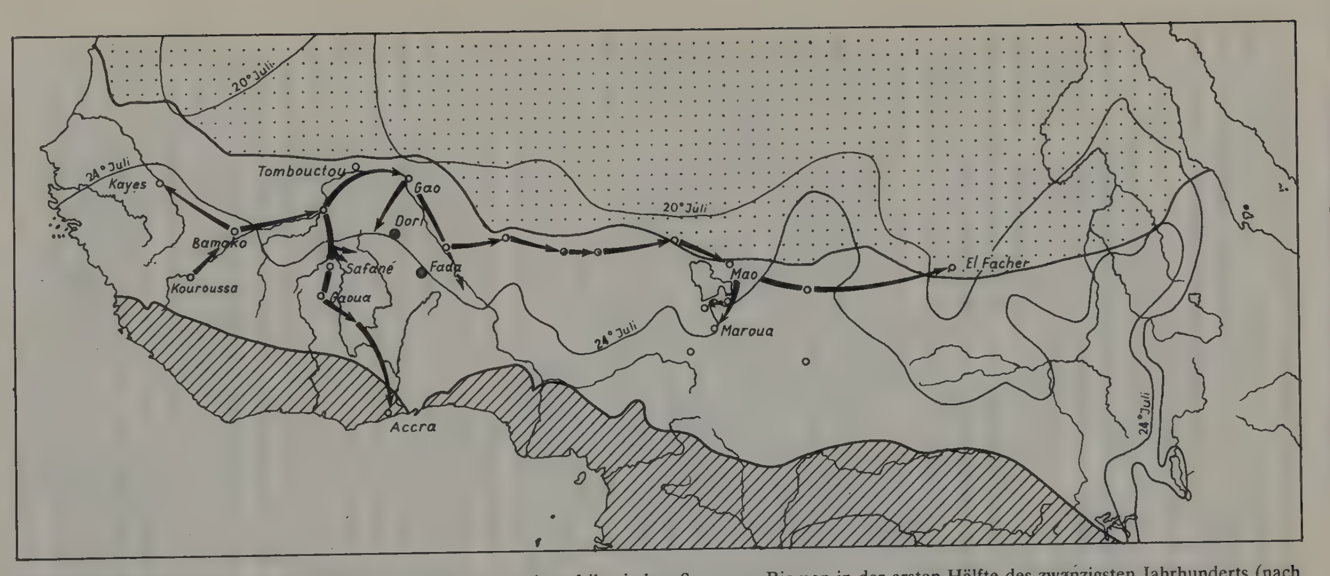


Abb. 78 Ausbreitungswege des Rückfallfiebers korreliert zu den afrikanischen Savannen-Biomen in der ersten Hälfte des zwanzigsten Jahrhunderts (nach Martini 1965; aus Müller 1974)

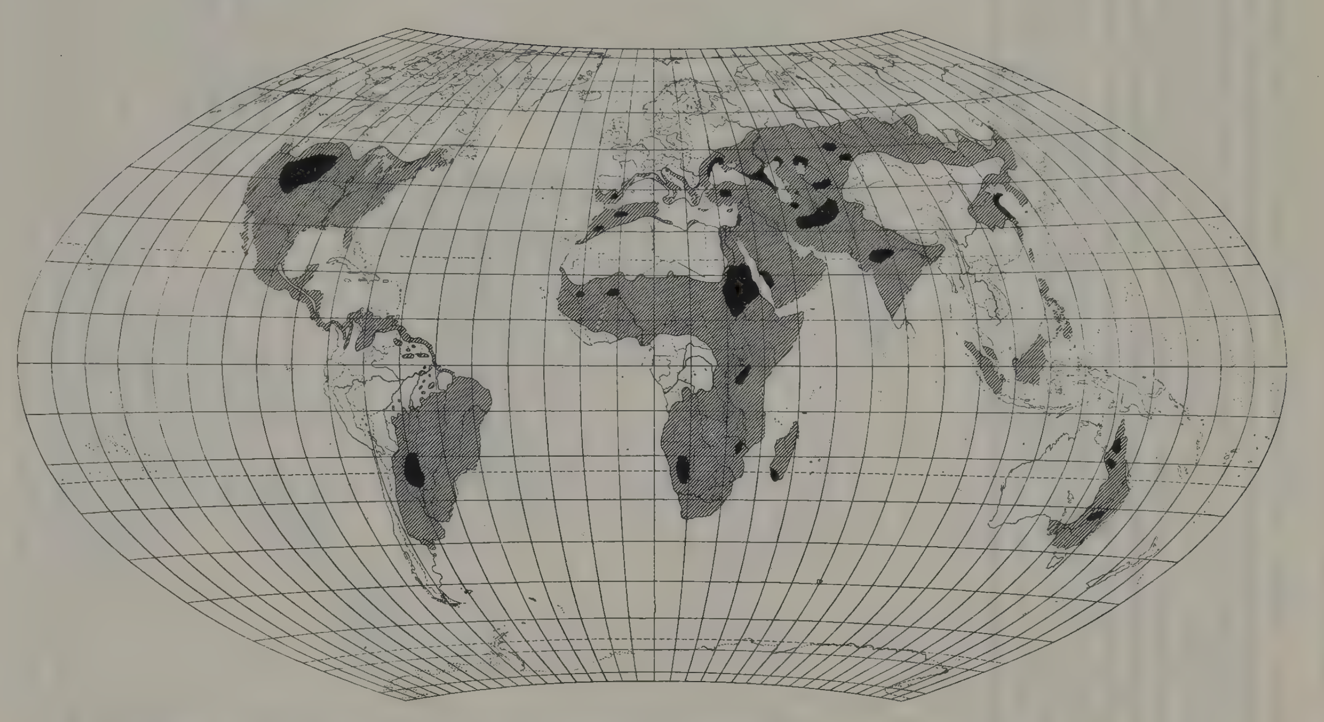


Abb. 79 Verbreitungs- (schraffiert) und Schwarmbildungsgebiete (schwarz) der wichtigsten Wanderheuschreckenarten (ergänzt nach WEIDNER 1953; aus MÜLLER 1972)

Wie die Dynamik der Wanderheuschreckenpopulationen vom Wechsel der Bedingungen im Savannenbiom abhängt, so wird die Ausbreitung zahlreicher Krankheitserreger beim Menschen durch die gürtelförmige Anordnung der Savannenbiome gesteuert. Das Läuserückfallfieber breitete sich zu Beginn dieses Jahrhunderts im afrikanischen Savannenstreifen aus. Aus der Kenntnis der ökologischen Valenz ließ sich die Wanderungs- und Befallsrichtung voraussagen. Die Überträger der südamerikanischen Chagas-Krankheit sind Raubwanzen (*Triatoma infestans* und *Panstrongylus megistus*), die ökologisch streng an den Campo-Cerrado-Biom gebunden sind. Dieser Campo-Cerrado stellt einen Sonderfall dar, der von manchen Wissenschaftlern zu den regengrünen Wäldern, von anderen zu den Savannenformen und schließlich von SCHMITHÜSEN zu den offenen Waldformationen gestellt wurde.

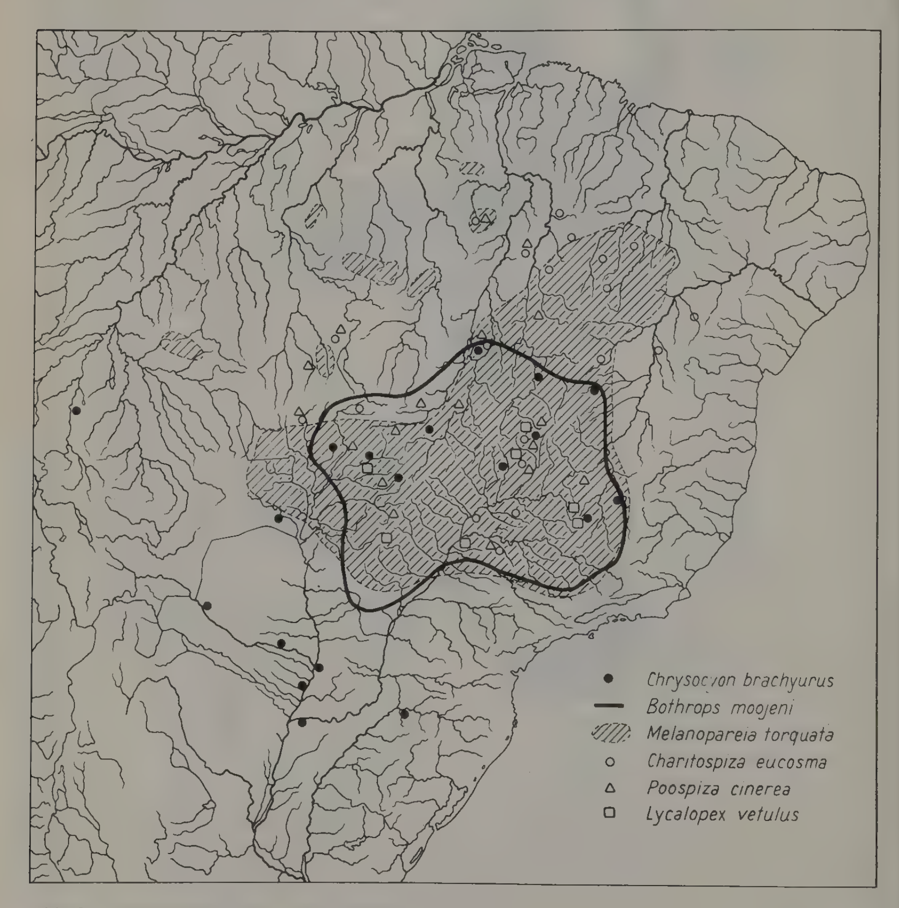


Abb. 80 Faunenelemente des Campo Cerrado (aus MÜLLER 1973)

Campos (port. Feld, Acker, offenes Land) sind lichte, sonnig-schattenarme Biome des tropischen Südamerikas, die nach ihrem wechselnden, im allgemeinen 3 bis 8 m hohen Baumbestand untergliedert werden können in Campos Cerrados (port. cerrado = dicht, geschlossen), Campos sujos (port. sujo = schmutzig) und Campos limpos (port. limpo = rein, frei). Campos sujos sind Campos, in denen offene Grasflächen infolge größeren Abstands zum Grundwasser oder menschlicher Beeinflussung überwiegen, einzelne Bäume und Strauchbestände, im Gegensatz zum Campo limpo, jedoch noch vorhanden sind. Der größte Teil der zentralbrasilianischen Campos Cerrados (1,5 Millionen km^2) liegt im tropisch-sommerfeuchten Bereich mit 7 bis 8 feuchten Monaten und über 1300 mm Niederschlägen. In unmittelbarer Grundwassernähe kommt es zur Ausbildung von

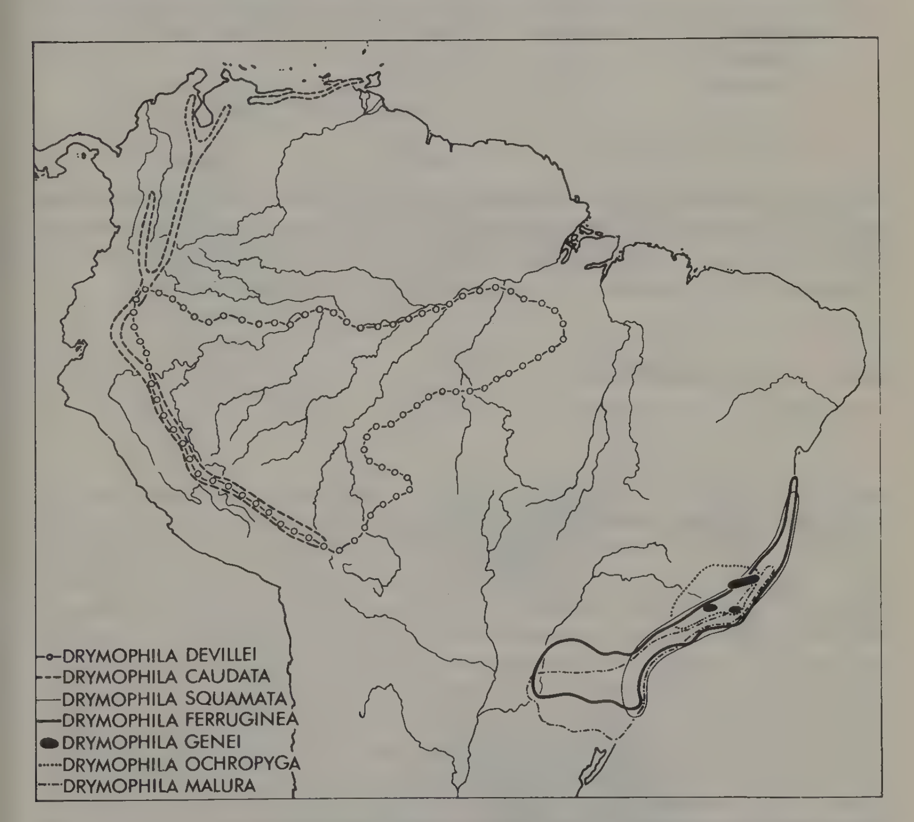


Abb. 81 Artareale des Waldvogelgenus *Drymophila*. Man beachte die Disjunktion des Genusareals im Bereich des Campo Cerrado. Eine analoge Arealdisjunktion läßt sich auf Artniveau bei 30 Non-Passeriformes und 67 Passeriformes nachweisen. Die im Serra do Mar-Zentrum auftretenden Populationen sind dabei in fast allen Fällen subspezifisch differenziert. Ein völlig identischer Verbreitungstyp tritt bei zahlreichen Mammaliern, Amphibien, Reptilien, Invertebraten und Blütenpflanzen auf (Müller 1968, 1970)

12 bis 15 m hohen Baumbeständen, in wasserführenden Schluchten zur Entwicklung von meist immergrünen Schluchtwäldern. Diese unterschiedlichen Campotypen sind genetisch offensichtlich eng verwandt. Die von GOODLAND und POLLARD (1972) in Zentralbrasilien untersuchten Campo sujo-, Campo cerrado- und Cerradão-Böden zeigen bemerkenswerte Übergänge. Obwohl die Zahl der Pflanzenarten in den einzelnen Typen ähnlich ist, treten in der Baum-, Strauch- und Krautschicht Unterschiede auf (GOODLAND 1970). Für Zentralbrasilien sind folgende Zahlen bekannt:

Artenzahl	Campo sujo			Campo Cerrado			Cerrado			Cerradão		
	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.
Bäume	19	31	43	18	36	52	26	43	60	40	55	72
Kräuter	42	60	79	42	53	72	18	47	59	21	42	60
Sträucher	1	5	9	1	4	6	1	4	6	0	3	7
		96			93			94			100	

Der hohe Anteil an Gräsern veranlaßte zahlreiche Autoren, den Campo Cerrado mit den afrikanischen Savannen gleichzusetzen, was WAIBEL, der die afrikanischen Savannen aus eigener Anschauung kannte, bereits mit Recht abgelehnt hat. Im Campo Cerrado fehlen in der Gegenwart Großtierherden.

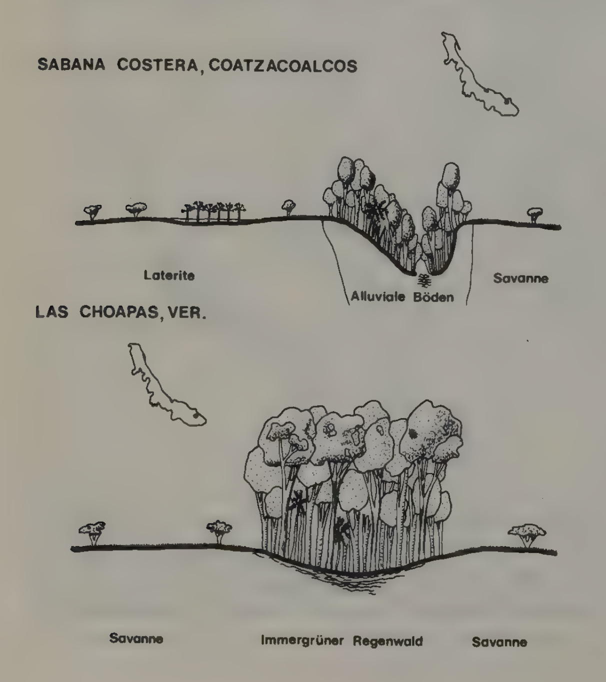


Abb. 82
Vegetationsprofil durch die Savannen von Veracruz

Bezeichnende Tierarten des Campo Cerrado sind die Vogelarten *Melanopareia torquata, Cariama cristata* und *Rhea americana*, die Wildhunde *Lycalopex vetulus* und *Chrysocyon brachyurus*, die Giftschlangen *Crotalus durissus* und *Bothrops moojeni*, der Erdleguan *Hoplocercus spinosus* und die Froscharten *Bufo paracnemis* und *Hypopachus muelleri.* Die nächsten Verwandten der Campo-Cerrado-Tierwelt kommen im nordostbrasilianischen Caatinga-Gebiet, im Chaco, auf den isolierten Höhencampos, in den Araucarienwäldern des Staates Paraná, auf den isolierten Campoinseln der amazonischen Hylaea, in den Llanos des Orinoko und den Küsten- und Hochlandsavannen der Guayanas und Venezuelas vor. Von 8 im Campo Cerrado lebenden Steißhühnern (Tinamidae) sind 5 Zeigerarten der offenen südamerikanischen Landschaften.

Campo Cerrado	Caatinga	Amazonien	Serra do Mar
1. *Rhynchotus r. rufescens*	*R. r.* catingae	—	—
2. *Crypturellus t. tataupa*	*C. t. lepidotus*	—	—
3. *Nothura maculosa major*	*N. m. cearensis*	—	—
4. *Nothura boraquira*	*N. boraquira*	—	—
5. *Nothura minor*	*N. minor*	—	—
6. *Crypturellus parvirostris*	—	—	—
7. *Crypt. undulatus vermiculatus*	—	*C. u. adspersus*	—
8. *Crypt. noctivagus zabele*	—	*C. n. erythropus*	*C. n. noctivagus*

Die uns bisher vom Lagoa Santa vorliegende „pleistozäne" Fossilgeschichte des Campo Cerrado zeigt, daß die Campo-Cerrado-Formation auch während dieser Zeit existiert haben muß. Das auf den Campo Cerrado beschränkte Vorkommen monotypischer Genera (u.a. die Wildhunde *Chrysocyon, Lycalopex*) deutet ebenfalls darauf hin, daß der Cerrado einen Lebensraum darstellt, der bereits vor den menschlichen Eingriffen bestand. Hinzu kommt, daß typische Regenwaldarten den Campo Cerrado meist streng meiden. Eine große Zahl kommt in disjungierten Arealen mit meist spezifisch oder subspezifisch differenzierten Populationen in den Wäldern Amazoniens und der Serra do Mar vor. Selbst für flugfähige Arten läßt sich nachweisen, daß die isolierten Populationen rezent meist nicht mehr miteinander in Genaustausch stehen. Betrachten wir Artareal-Disjunktionen des entsprechenden Verbreitungstyps bei Vögeln, so fällt auf, daß von 30 Non-Passeriformes- und 67 Passeriformes-Arten, die eine Serra-do-Mar-Amazonas-Disjunktion besitzen, mit Ausnahme von drei Arten (*Nyctibius grandis, Hylocharis sapphirina, Ornithion inerme*; vgl. MÜLLER 1973) alle in subspezifisch besonders differenzierten Populationen in den durch den Campo Cerrado getrennten Regenwäldern vorkommen. Ein identischer Verbreitungstyp läßt sich auch innerhalb zahlreicher

Gattungen nachweisen. Auch bei Amphibien und Reptilien kommt er vor. So ist der große Laubfrosch *Hyla faber* ein Faunenelement der Serra do Mar. Seine nächstverwandte Art, *Hyla boans*, vertritt ihn in den Wäldern Amazoniens. Dieser disjungierte Verbreitungstyp und die Differenzierung der isolierten Waldpopulationen belegen, daß der Campo Cerrado in vergangenen Zeiten eine Isolationsbarriere für Waldelemente darstellte, d.h. kein Wald war, was von manchen Autoren aufgrund seiner klimatischen Verhältnisse und teilweise auch seines rezenten Wuchspotentials angenommen wurde. Die Tierarten des Campo Cerrado besitzen Verwandtschaft zum Chaco und zur Caatinga. Die in den offenen Landschaften Südamerikas weitverbreitete Klapperschlange *Crotalus durissus* kommt in der Caatinga Nordostbrasiliens in einer besonderen Rasse (ssp. *cascavella*) vor. Die Lanzenotter *Bothrops erhythromelas*, der Gecko *Gymnodactylus geckoides geckoides* und die Vogelarten *Xiphocolaptes falcirostris, Phaetornis gounellei* und *Spinus yarrellii* sind weitere Endemiten dieses Raumes.

Der Chaco kann durch die Areale der Steißhuhnart *Nothura chacoensis* und durch *Chunga burmeisteri* gekennzeichnet werden. Von 268 Vogelarten Westparaguays können 21 Arten und Rassen als Chacoendemiten aufgefaßt werden. Arten, die als Subspeziesgrenze den Paraguay-Fluß besitzen, sind stärker an die Trockenwälder adaptiert als an die offenen Graslandschaften. Da die Chaco-Faunenelemente keine besonderen Spezialanpassungen an aride Lebensbedingungen besitzen, kann angenommen werden, daß die jetzige Ausbildung des westlichen Chacos relativ jung ist. Diese Vorstellung wird bestätigt durch geologische und geomorphologische Untersuchungen. Danach haben wir in diesem Raum mit vier Feuchtphasen während des Pleistozäns zu rechnen. Gegen Ende der Pampaeanischen Formation treten größere Seen im Chaco auf. Dieser Phase folgt ein arider Zyklus mit der Bildung von Salzlagunen (Formation Platense). Er markiert das Ende des Würmglazials. Die daran anschließende „Piso Nonense" bringt kurzfristig feuchteres Klima mit darauffolgender Ariditätsphase („Piso Cordobense"), die durch Lößstürme charakterisiert wurde. Eine anschließende Feuchtperiode dauerte etwa bis ins 16. Jahrhundert. Von diesem Zeitpunkt an macht sich wieder eine Ariditätszunahme bemerkbar.

Die postglazialen und pleistozänen Klimaschwankungen hatten erheblichen Einfluß auf Ausdehnung und Verbreitung der südamerikanischen „offenen" Landschaften.

Zwischen 5000 bis 2300 v.Chr. läßt sich eine Trockenzeit in Südamerika nachweisen, die zu einer Ausdehnung der Campogebiete und einer Einengung der Regenwälder führte. Die heute abgeschlossenen Campoinselpopulationen in den amazonischen Regenwäldern standen damals mit ihren Ursprungspopulationen in den Llanos von Venezuela und dem zentralbrasilianischen Campo Cerrado in genetischem Austausch. Diese Trockenphase wird um 2000 v.Chr. durch eine Feuchtphase abgelöst, während der der Wald bis in die Gegenwart wieder vorrückt (Müller 1973).

In neuerer Zeit dringen, bedingt durch menschliche Waldzerstörung, Faunenelemente des Campo Cerrado vor, obwohl der vom Menschen geschaffene Campo mit dem Campo Cerrado klimatisch und botanisch nur wenig gemeinsam hat.

5.2.3 Der Hylaea-Biom

Gleichmäßige Tages- (6 bis 11° max. Amplituden) und Jahrestemperaturen (25 bis 27° C) und hohe Niederschläge (meist über 2000 mm) kennzeichnen die tropischen Tieflandsregenwälder (Hylaea), deren Kerngebiete der äquatorialen Klimazone zwischen 10° N und 10° S folgen. In ihrem Tageszeitenklima fehlen Fröste. Meist treten zwei Regenzeiten korreliert zu den Sonnenzenitständen auf. In den tropischen Gebirgen liegt die Grenze der Hylaea-Biota im allgemeinen zwischen 1400 und 1500 m Höhe. Die durchschnittliche Jahrestemperatur sinkt hier bereits auf 15° bis 20° C. In 3000 m Höhe können Fröste auftreten.

Einem der Verringerung der Niederschlagshöhe und einer Verlängerung der Trockenzeitdauer folgenden Klimagradienten ordnen sich halbimmergrüne Regenwälder und Savannen um die Hylaea-Biome.

Beziehungen zwischen Klima und Vegetation (nach Walter 1973)

Klimazonen	Klima	Vegetationszonen
1. Äquatoriale Klimazone	dauernd humid	Immergrüner, tropischer Regenwald
2. Tropische Sommerregen-Zone	kurze Dürrezeit	Halbimmergrüner Regenwald
	Dürrezeit etwa 6 Monate	Feuchter regengrüner Tropenwald
	Dürrezeit über 6 Monate	Tropischer Trockenwald
	Regenzeit kurz u. Niederschlag 300 bis 500 mm	Klimatische Baum- oder Strauchsavanne
	Niederschlag 200 bis 300 mm	Klimatisches Grasland oder Halbwüste
3. Subtropische Trockenzone	Niederschlag unter 200 mm	Spärliche Wüstenvegetation oder fehlender Pflanzenwuchs
4. Frostfreie Übergangszone mit Winterregen	Niederschlag 200 bis 400 mm	Halbwüstenvegetation bzw. Grassteppen
	Niederschlag 400 mm	Hartlaubgehölze oder -wälder

Im Zusammenwirken zwischen Niederschlagshöhe und Dürrezeit muß betont werden, daß für die feuchteren Vegetationstypen die Dürrezeit von größerer Bedeutung ist, für die trockeneren die Regenmenge.

Die Phyto-Struktur des tropischen Regenwaldes muß als funktionale Anpassung an die humiden tropischen Klimabedingungen verstanden werden. Sie ist zugleich die Bühne, auf der sich die artenreichste Tierwelt der Erde erhalten und entwickeln konnte.

Beziehungen zwischen den Wuchs- und Klimazonen der Tropen und der Biomverbreitung (in Anlehnung an LAUER und JAEGER)

Zahl der ariden Monate	Einteilung der Tieflandszone nach Trockenzeitdauer	Hauptbiome
1	Tropische Regenwald-Klimazone	Hylaea (incl. Überschwemmungssavannen-Biome mit immergrünen Galeriewäldern)
2		
3	Feuchtsavannen-Klimazone	Feuchtsavannen-Biom Campo-Cerrado-Biom Monsunwald-Biome
4		
5		
6	Trockensavannen-Klimazone	Trockensavannen-Biom Sukkulenten-Wälder
7		
8	Dornsavannen-Klimazone	Dornsavannen-Biom
9		
10		
11	Halbwüstenklima zone	Halbwüstenbiome
12	Wüstenklimazone	Wüstenbiome

Stratifikation in 3 oder 4 Stockwerke ist eine bemerkenswerte Struktureigenschaft tropischer Tieflandsregenwälder. Die Zahl der einzelnen Strata ist abhängig vom jeweiligen Verjüngungszustand des Waldes. Für drei, je 1 ha große Untersuchungsflächen eines tropischen Regenwaldes in Kolumbien gibt FÖRSTER (1973) folgende Stammzahlen für die einzelnen Stockwerke an:

Untersuchungsfläche	Untere Baumschicht		Mittl. Baumschicht		Obere Baumschicht		Total
	Stammzahl	%	Stammzahl	%	Stammzahl	%	
A	256	38,96	320	48,71	81	12,33	657
B	247	43,26	272	47,64	52	9,11	571
C	396	61,39	247	43,26	49	7,60	645

Aus diesen Angaben läßt sich ersehen, daß die eigentliche Oberschicht im kolumbianischen Regenwaldtyp von durchschnittlich 10 % der auf einer Fläche stockenden Bäume gebildet wird.

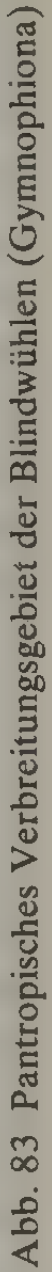


Abb. 83 Pantropisches Verbreitungsgebiet der Blindwühlen (Gymnophiona)

Hinzu kommt ein sehr starker Mischungsquotient (gibt an, wieviel Stämme im Bestandesdurchschnitt auf eine Baumart entfallen), der für FÖRSTERS Untersuchungsflächen zwischen 1:8 bzw. 1:9 schwankt. Das bedeutet, daß im Bestandesdurchschnitt auf eine Art nur 8 oder 9 Stämme entfallen. LAMPRECHT (1972) gibt Mischungsquotienten zwischen 1:5 und 1:10 an. Besonders extrem ist die Durchmischung in der Oberschicht, in der im Durchschnitt eine Art jeweils nur mit zwei Individuen vertreten ist. Obwohl der Mischungsquotient nur als grobe Richtzahl gelten kann, verdeutlicht er dennoch, daß hoch diverse Ökosysteme zwar eine große Eigenstabilität besitzen, für eine waldbauliche Nutzung allerdings denkbar ungeeignet sind. Angesichts der enormen strukturellen Unterschiedlichkeit tropischer Waldtypen lassen sich darüber hinaus keine allgemein gültigen Waldbaurezepte aufstellen. Die durchschnittliche Baumartenzahl nimmt zum immergrünen tropischen Regenwald hin zu.

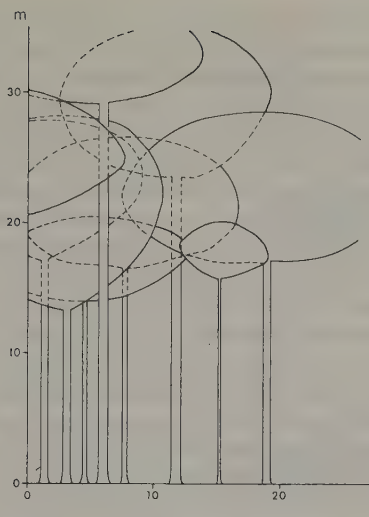
Dornbuschwald	11 Arten
Regengrüner Trockenwald	36 Arten
Regengrüner Feuchtwald	60 Arten
Immergrüner Regenwald	90 Arten.

Mit zunehmender Höhe verringert sich diese Artenzahl wieder (2000 bis 2600 m = 56 Arten; 2600 bis 2800 m = 38 Arten; 2800 bis 3200 m = 15 Arten).

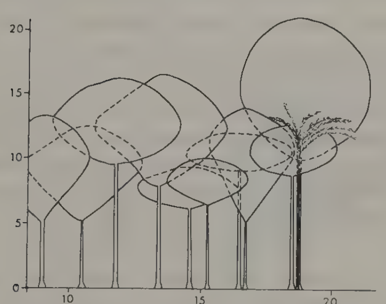
Als Folge des Fehlens eines ausgeprägten Jahreszeitenklimas sind in den Stammquerschnitten im allgemeinen auch keine Jahresringe zu finden. Brettwurzeln sichern die Überhälter, und die oberflächennächste Wurzelschicht besitzt die Tendenz, dem Regenwasser, das an den Stämmen abfließt, „entgegenzuwachsen". Die Blätter sind meist ganzrandig und besitzen eine Träufelspitze, wie sie manche tertiäre Baumarten in Mitteleuropa ebenfalls aufwiesen.

Der endogene Laubwechsel schwankt zwischen 7 und 20 Monaten. Die Laubentfaltung geschieht oft so kurzfristig, daß von einem „Ausschütten des Laubes" gesprochen werden kann. Stammblütigkeit (Kauliflorie) tritt häufig auf, und die Samen besitzen im Gegensatz zu Wüstenpflanzen nur kurze Keimfähigkeit. Der tropische Regenwald ist reich an Fruchtbäumen und bietet so eine große Nahrungsreserve für zahlreiche Fruchtfresser (unter den Vögeln z. B. die neotropischen Cotingidae, Rhamphastidae). Gegen das Gefressenwerden wurden zahlreiche Schutzeinrichtungen (u. a. mächtige Schalen) entwickelt. Etwa 90 % aller rezenten Lianenarten sind im tropischen Regenwald beheimatet.

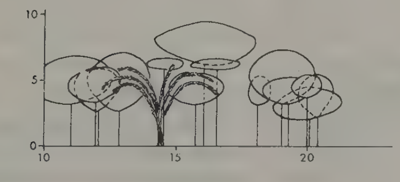
Die Pflanzen der Krautschicht, in der CO_2-Konzentrationen von über 0,2 % keine Seltenheit sind und in der die Luftfeuchtigkeit im allgemeinen über 90 % liegt, zeigen als Adaptation an die Dunkelheit im Bestand zahlreiche „Schattenanpassungen". Die tropischen Regenwälder stehen häufig auf den rotgefärbten, humus- und nährstoffarmen Lateritböden. Die Bodendecke wird in erster Linie von gelben und rotgelben Latosolen gebildet. Zu ihnen gehören die Ferrisole und Kaolisole. Isoliert können auftreten Andosole und tropische Podsole, von denen die letzteren im Guiana-Massiv allerdings riesige Flächen einnehmen und durch eine abweichende Vegetation („Amazonische Caatinga bei Manaus") ausgezeichnet sind. Die Huminstoffe tropischer Podsole und der Schwarzwasserflüsse lassen einen entstehungsmäßigen Zusammenhang möglich erscheinen. In den vom Regenwald durch



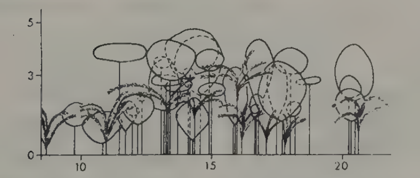
Chelidoptera tenebrosa
Ramphastos vitellinus
Deroptyus accipitrinus
Phoenicircus carnifex
Xipholena punicea
Harpia harpyja
Galbula dea
Pteroglossus flavirostris



Galbula ruficauda
Micrastur semitorquatus
Pionopsitta caica
Crax rubra
Dendrocolaptes certhia
Xiphocolaptes promeropirhynchus
Monasa atra



Cyanocompsa cyanoides
Ramphocelus carbo
Pipra aureola
Pipra erythrocephala
Cyanerpes caeruleus



Nyctiphrynus ocellatus
Myrmotherula longipennis
Phlegopsis erythroptera
Formicarius analis
Conopophaga aurita
Psophia crepitans
Crypturellus undulatus

Abb. 84 Vertikale Verbreitung von Regenwaldvögeln (rechts) in den „Stockwerken“ eines tropischen Regenwaldes bei Manaus (aus MÜLLER 1973)

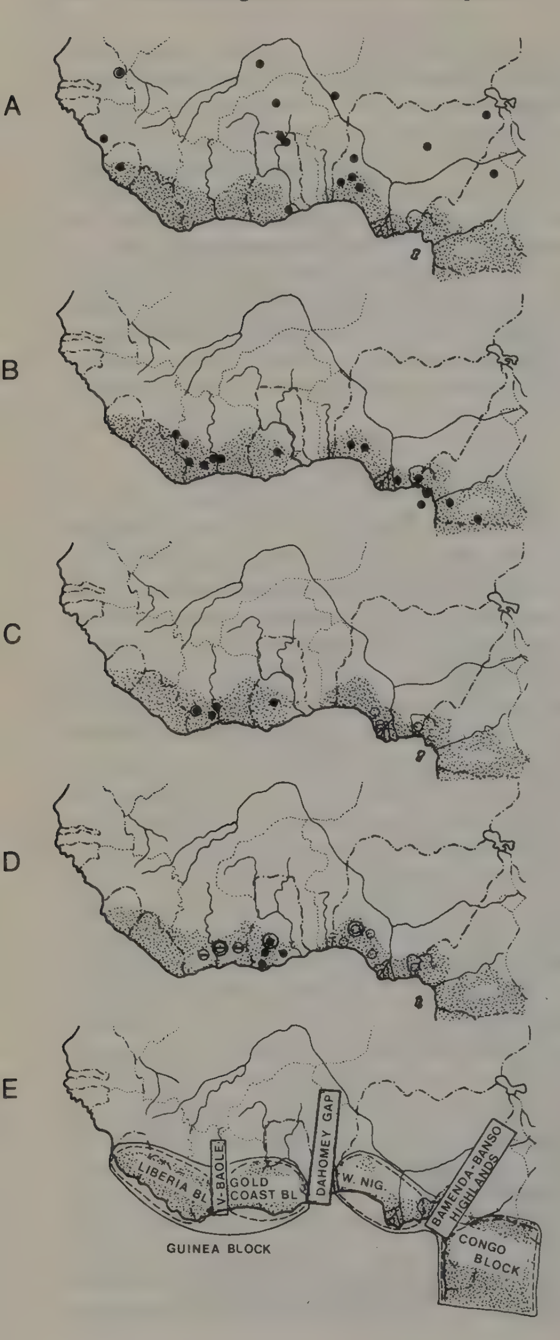


Abb. 85
Verbreitung der Froschlurche (von oben nach unten)

A: *Kassina senegalensis* (Savannenart)
B: *Chiromantis rufescens* (Regenwaldart)
C: *Leptolepis occidentalis* (●), *Leptolepis boulengeri* (O).
D: *Hyperolius sylvaticus ivorensis* (ϴ), *Hyperolis sylvaticus sylvaticus* (●) und *Hyperolius sylvaticus nigeriensis* (O). In der unteren Abbildung E sind die rezent wirksamen Isolationsbarrieren zwischen den Regenwäldern dargestellt (nach Schiotz 1967)

Brandrodung (shifting cultivation) entblößten Böden wird die oberflächlich vorhandene organische Substanz durch Auswaschung fast vollständig abgebaut. Auf den zerstörten Flächen siedelt häufig der kosmopolitisch verbreitete Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*). Auffallend ist der Anteil phylogenetisch alter neben sehr jungen Taxa im tropischen Regenwald. Zu den „alten" Gruppen gehören die bereits im Buntsandstein nachgewiesenen Cycadaceae. In der Neotropis ist diese den Baumfarnen nahestehende, in ihrem Phänotyp stärker an Palmen erinnernde Gruppe durch die Gattungen *Dioon, Zamia, Ceratozamia* und *Microcycas* vertreten; in Australien kommen *Bovenia* und *Macrosamia* und auf Madagaskar *Cycas* vor. Einzelne Arten treten jedoch auch in anderen Waldtypen auf. Unter den Tieren sind besonders die *Peripatus*-Arten zu nennen.

Der große Artenreichtum an Pflanzen ist im tropischen Regenwald mit einer enormen Phytomasse verbunden. Nach KLINGE und RODRIGUES ist allein mit einem jährlichen Streufall von 7,3 t Trockenmasse (davon 76,6 % Blätter) pro ha im zentralamazonischen Regenwald zu rechnen, durch den jährlich pro Flächeneinheit etwa 2,2 kg P, 12,7 kg K, 5 kg Na, 18,4 kg Ca und 11,6 kg Mg dem Boden zurückgegeben werden. Zu dieser Streumenge kommen pro Jahr noch 2 Tonnen Äste und eine Tonne Stammholz hinzu.

Die oberirdische Phytomasse wurde auf 1000 Tonnen Frischmasse und 44 Tonnen Totholz, die Wurzelmasse auf 200 Tonnen berechnet. BRÜNIG (1968) kam in den Wäldern Borneos zu höheren Zahlen, doch lassen sich diese damit erklären, daß die zentralamazonischen Böden extrem nährstoffarm sind und die Wälder von Sarawak eine andere Artenzusammensetzung (hoher Anteil an Dipterocarpaceen) aufweisen. In Malaysia kommen etwa 30000 Blütenpflanzen (davon 5000 Orchideen und 5000 Baumarten) in 2400 Gattungen vor. In Sarawak stellen die Dipterocarpaceen etwa 10 % aller Baumarten und zwischen 25 % bis 80 % der Phytomasse der Wälder.

Der tropische Regenwald mit seinem ungeheuren, durch die Vegetationsstruktur entscheidend mitbestimmten Nischenreichtum und seinen günstigen Klimabedingungen liefert den ökologischen Untergrund für eine einzigartige, artenreiche Tierwelt. Entsprechend dem unterschiedlichen Stockwerkaufbau der einzelnen Waldtypen zeigt auch die Fauna des Regenwaldes eine Stratifikation. Manche tropischen Schmetterlingsarten kommen niemals zum Waldboden herab. In Bodennähe leben Arten mit geringem Licht- und großem Luftfeuchtigkeitsbedürfnis. In Überschwemmungsgebieten (u.a. Amazonas, Kongo) führen diese Arten jahreszeitliche Massenwanderungen durch (u.a. bei Insekten, Milben, Geißelspinnen, Mollusken nachgewiesen). Selbst Landschildkröten (in Südamerika die über 60 cm lang werdende *Testudo denticulata*; in Südostasien *Geomyda spinosa*) und zahlreiche Schlangenarten (in Südamerika der über 3,5 m lang werdende Buschmeister, *Lachesis mutus*; in Äquatorialafrika die Gabunviper, *Bitis gabonica* u.a.) haben sich dem lichtarmen Biotop in Bodennähe angepaßt. Hinzu kommen die in der obersten Bodenschicht, teilweise auch in Gewässern lebenden Gymnophionen.

Andere Tierarten spezialisierten sich auf das Leben in der mittleren Baumschicht und zeigen typische Baumanpassungsmerkmale. Hierzu gehören die Klammer-

schwänze der neotropischen Wickelbären, der Baumameisenbären, der Baumstachler, der Kapuzineraffenartigen, der palaeotropischen Schuppentiere und der papuanischen *Chiruromys*-Arten. Bei den Baumschlangen, -agamen, -leguanen und -waranen treten spezielle Schwanzschuppen auf, die ein sicheres Festhalten ermöglichen. Ganze Lebensgemeinschaften haben als Lebensraum die Baumstämme erobert und verfügen über spezifische Färbungs- und Formanpassungen. Phytophage Arten besitzen korreliert zu ihren jeweiligen Wirtspflanzen mosaikartige Verbreitungsbilder. Bei den Amphibien und Reptilien kommen „flugfähige" Arten vor (u.a. Flugdrache *Draco fimbriatus* und der Frosch *Rhacophorus reinwardtii*).

Auffallend ist jedoch das weitgehende Fehlen von Großtieren (Ausnahmen: Okapi und Riesenwaldschwein im Kongo-Regenwald; Tapire in südamerikanischen und südostasiatischen Regenwäldern), und es hat nicht an Versuchen gefehlt, die in vielen Regenwaldgebieten früher vorhandene Anthropophagie mit der natürlichen Fleischarmut dieser Biome zu korrelieren. Der Mangel an Großtieren führt dazu, daß die Zoomasse gegenüber der Phytomasse quantitativ zurücktritt, doch besitzt sie für das Funktionieren des Gesamtsystems dennoch eine entscheidende Bedeutung. Nach den Schätzungen von KLINGE und FITTKAU beträgt die tierische Biomasse pro ha zentralamazonischem Regenwald 206,38 kg. Diese verteilt sich auf folgende Tiergruppen:

Bodenfauna	=	84,00 kg	
Insekten	=	95,00 kg	
Spinnen und Skorpione	=	3,30 kg	
Gastropoden	=	0,08 kg	
Oligochaeten	=	10,50 kg	
Amphibien	=	3,50 kg	
Reptilien	=	2,40 kg	
Vögel	=	3,40 kg	
Säuger	=	4,20 kg	
		206,38 kg	Zoomasse.

7 % der tierischen Biomasse ernähren sich von lebenden Pflanzenblättern, 19 % sind an Holz, 48 % an Streu, 24 % an andere Tiere und 2 % an Pflanzen und Tiere gebunden. Die tierische Biozönose des tropischen Regenwaldes baut sich danach zu einem wesentlichen Teil aus der von Pilzen besiedelten und verarbeiteten toten Pflanzensubstanz auf.

Auffallend ist der große Artenreichtum an Tieren und die im Vergleich hierzu geringe Individuenzahl vieler tropischer Regenwaldbiome. Doch gibt es auch sehr individuenreiche Gruppen (Ameisen, Termiten, Insekten, Frösche). Großtierherden, wie sie die Steppen oder Savannen bevölkern, fehlen völlig. Die große Artenmannigfaltigkeit zeugt zugleich von einer großen Eigenstabilität des tropischen Regenwaldsystems. Die Diversität beinhaltet die Komponenten Artenzahl und Individuenverteilung pro Art. Sie wird am häufigsten mit der auf SHANNON (1948) zurückgehenden Formel erfaßt:

$$H_S = -\sum_{i=1}^{S} pi \log pi.$$

H_S = Maß für die Mannigfaltigkeit einer Gruppe von S-Arten; S = Zahl der in der Gruppe vorhandenen Arten; pi = relative Abundanz der i-ten Art, gemessen von 0 bis 1 (wenn die betrachtete Art die zweithäufigste ist, so kennzeichnen wir sie i = 2; und wenn 10 % aller Organismen dieser Art angehören, so ist pi = 0,10).

Diese Formel ist deshalb beliebt, weil sie die jedem System zugrundeliegenden energetischen Umwandlungen beachtet und informationstheoretische und thermodynamische Zusammenhänge deutlich werden läßt. „H" gibt darin den Grad der Ungewißheit an. Ein größeres H bedeutet, daß die Wahrscheinlichkeit, eine bestimmte Art, ein Atom oder eine Nachricht durch einen Griff aus einem mannigfaltigen System zu erhalten, sehr klein ist. Kommen in einem System sehr viele Arten in gleicher Häufigkeit vor, muß H_S am größten sein. Sobald eine Art dominiert oder die Artenzahl sinkt, verringert sich der H_S-Wert. Ein System mit zwei gleich häufigen Arten ist mit einem H_S von 0,6932 vielfältiger als ein System mit 11 Arten, von denen eine 90 % der Individuen und die restlichen je 1 % stellen (H_S = 0,5553). H kann deshalb als Maß für den Informationsgehalt eines Systems angesehen werden. Die Anwendbarkeit der SHANNON/WIENER-Funktion ist vom Umfang der Aufsammlung weitgehend unabhängig, sofern die für jede statistische Auswertung notwendige Mindestgröße nicht unterschritten wird. Der Gefahr, daß zwei Untersuchungsgebiete gleiche H_S-Werte bei verschiedener Artenkombination aufweisen, kann durch die Berechnung von H_{diff} (vgl. MACARTHUR, RECHER und CODY 1966) und die Erfassung der Genus- und Spezies-Diversität begegnet werden.

Die Tatsache, daß im tropischen Regenwald zahlreiche phylogenetisch alte Tiergruppen vorkommen, veranlaßte viele Autoren zur Annahme, daß der Regenwald auch in seiner heutigen Verbreitung altertümlich sei und die Eiszeiten ohne größere Veränderungen überstanden habe. Neuere biogeographische und palynologische Untersuchungsergebnisse (zusammenfassende Darstellung bei MÜLLER 1973) zeigen jedoch, daß während des Würmglazials und im Postglazial im Verlauf von alternierenden Trocken- und Feuchtphasen Biomverschiebungen stattfanden, die zu einer starken Zersplitterung der Regenwaldbiome führten. Die Regenwälder Australiens, Afrikas und Südamerikas waren während arider Klimaphasen durch Savannenstraßen viel stärker isoliert als gegenwärtig, und Savannenarten konnten die heute geschlossenen Wälder durchwandern. Die starke Zersplitterung der Regenwälder während dieser Trockenphasen erhöhte die Isolation der Populationen und muß deshalb mit als ein wesentlicher Grund für den Artenreichtum angesehen werden.

Weltweit befinden sich gegenwärtig die Regenwaldbiome durch anthropogene Beeinflussung in einem Vernichtungsvorgang. Die Zerstörung der Waldfläche wird mit jährlich 20 Millionen ha beziffert (FÖRSTER 1973).

Bei einem Anhalten dieser Entwicklungen werden „aller Voraussicht nach bis um die Jahrhundertwende die tropischen Regenwälder ausgeplündert oder vollständig vernichtet sein" (LAMPRECHT). Die Erkenntnis, daß die einmaligen Regenwald-Ökosysteme wenigstens durch ausreichend große Nationalparks für alle Zeiten unter Schutz gestellt werden sollten, kommt in vielen Fällen zu spät. Amazonien, das ehemals größte zusammenhängende Waldökosystem unserer Erde, das auf

äußere Eingriffe außerordentlich empfindlich reagiert, wird von Straßen überzogen. Da die Erforschung der amazonischen Tierwelt noch am Anfang steht, können wir auch noch nicht absehen, was wir mit der Veränderung und Vernichtung der Wälder für immer verlieren werden.

Der Entwicklung sich in den Weg stellen zu wollen, wird sicherlich nicht mehr möglich sein, aber die zukünftige Planung und Schaffung von Nationalparks in Südamerika sollte diesen Tatsachen Rechnung tragen.

5.2.4 Der Mangrove-Biom

Im Mangrove-Biom, an der Grenze zwischen marinen und terrestrischen Ökosystemen, lebt eine an die Gezeitenzone tropischer Meere angepaßte artenarme, aber in vielen Fällen außerordentlich individuenreiche Tierwelt, die häufig zu amphibischer Lebensweise befähigt ist, starke Salzgehaltsschwankungen ertragen und den reichlich anfallenden organischen Schlamm in ihren Nahrungskreislauf einbauen kann.

Theophrast (371–287), der die botanische Ausbeute des Alexander-Zuges bearbeitete, berichtete in seiner „Naturgeschichte der Gewächse“ von den „amphibischen Pflanzen“, deren Wälder im arabischen Golf im „Meere wachsen“, und den ältesten Seefahrern waren die immergrünen Gehölzformationen der tropischen Küsten wohlbekannt. Bezeichnende Pflanzen der Mangrove sind die Gattungen *Rhizophora, Sonneratia, Avicennia, Ceriops* und *Bruguiera.* Obwohl sich die einzelnen Arten physiognomisch und, soweit sie innerhalb eines Bestandes eine vergleichbare ökologische Stellung einnehmen, auch physiologisch oft gleichen, gehören sie doch unterschiedlichen Gattungen an. Zu ihren adaptiven Besonderheiten gehören nicht nur die Ausbildung von Luft-, Stelz- und Stützwurzeln sowie die Viviparie, sondern auch ihre Fähigkeit, teilweise hohe Salzkonzentrationen zu ertragen.

In flachen Buchten mit reichhaltigem marinen und fluviomarinen Aufschüttungsmaterial bildet die Mangrove oft ausgedehnte Wälder. Beispiele von den Malediven und anderen Koralleninseln zeigen, daß sie zu ihrer Entwicklung nicht unbedingt an Brackwasser gebunden ist. Entsprechend den unterschiedlichen ökophysiologischen Anpassungen zur Landseite und zur offenen See hin zeigt der Mangrove-Biom eine standortspezifische Struktur. An den meerexponiertesten Stellen herrschen im Atlantik *Rhizophora*-Arten, in Südostasien Sonneratien vor, die einen bis 25 m hohen, schützenden Waldgürtel bilden können. Bei Flut stehen die Bäume teilweise bis zu den Kronen unter Wasser, bei Ebbe liegt der Stelzwurzel-Bereich frei.

Die im allgemeinen tropische Verbreitung des Mangrove-Bioms wird durch unterschiedlich temperierte Meeresströmungen stark beeinflußt. Kalte südliche Meeresströmungen (u.a. Humboldt- und Benguela-Strom) verschieben ihre Südgrenzen äquatorwärts, während der warme ostafrikanische Agulhas-Strom Mangrove auf Süd-Madagaskar ermöglicht. Auf der pazifischen Seite Südamerikas erstreckt sich die Mangrove bis 4° südlicher Breite, unter dem Einfluß des warmen

Brasilstromes dehnt sie sich jedoch auf der atlantischen Ostseite bis Santos und inselhaft aufgelöst bis Florianopolis (Santa Catarina) aus. Am weitesten nach Süden dringt die Mangrove auf den Chatam-Inseln (44° südlicher Breite).

Im Gesamtareal der Mangrove läßt sich eine artenreiche östliche von einer artenärmeren westlichen Mangrove unterscheiden. Ihre Grenze verläuft einerseits durch den afrikanischen Kontinent, andererseits korreliert zur pflanzengeographischen Trennungslinie zwischen Palaeotropis und Neotropis. Aufgfrund des südostasiatischen Artenreichtums nahmen manche Autoren ein Sunda-Archipel-Entstehungszentrum für die Mangrove an. Eine Ableitung des Entstehungszentrums eines Taxons vom Artenmannigfaltigkeitszentrum ist sehr fragwürdig, da zahlreiche fossil belegte Beispiele existieren, die das Gegenteil einer solchen Annahme bestätigen.

Seine strenge ökologische Bindung läßt den Magrove-Biom und seine fossil überlieferte Geschichte als Indikator vergangener Klimaentwicklungen erscheinen. Die an den Wurzeln von *Rhizophora mangle* lebenden Baumaustern (*Ostrea aborea*) kommen im Würmglazial bis zum argentinischen Rio Negro vor und lassen wesentlich wärmere Meerestemperaturen als in der Gegenwart dort vermuten. Südamerika war zum damaligen Zeitpunkt in Form einer weit nach Osten vorstoßenden Halbinsel mit den Falklandinseln durch eustatisches Absinken des Meeresspiegels verbunden, so daß antarktisches Kaltwasser die südamerikanische Küste weniger stark bestreichen konnte als in der Gegenwart. Seit längerer Zeit werden darüber hinaus *Rhizophora*-Pollen

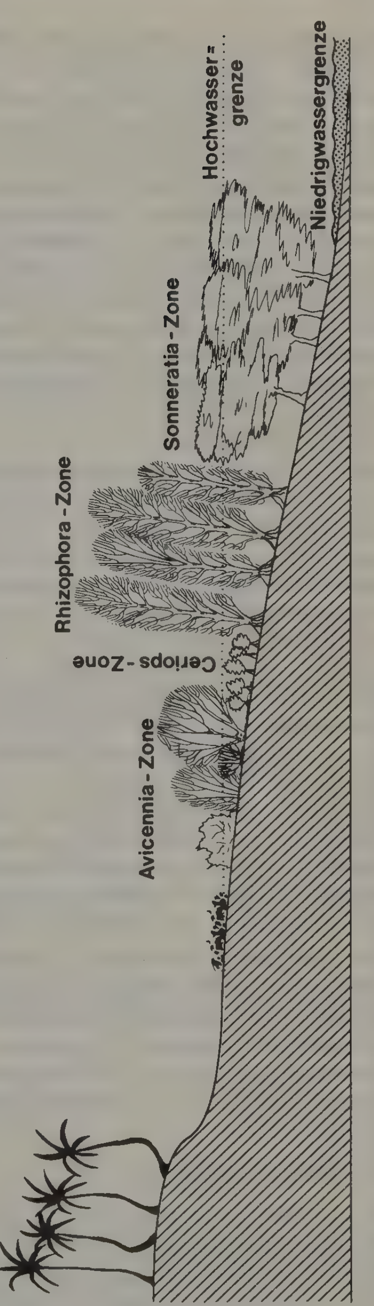


Abb. 86 Schematisches Mangrove-Profil (nach Walter und Steiner 1936)

als Indikatoren für glaziale und postglaziale Meeresspiegelschwankungen benutzt. Wie weit intraspezifische Konkurrenz für die Verbreitung der Mangrove bedeutsam ist, wurde bisher noch zu wenig untersucht.

Artenzusammensetzung und tagesperiodische Rhythmik der Mangrove-Fauna wird von der Vegetationsstruktur und der Periodizität von Ebbe und Flut markant geprägt. Zahlreiche Arten, vor allem die sessilen oder hemisessilen Baumaustern (u.a. *Ostrea rhizophorae* und *Ostrea arborea* in Brasilien, *Ostrea mytilioides* in Java, *Ostrea glomerata* in Australien) und die an den *Rhizophora*-Stämmen lebenden Seepocken (u.a. *Chthalmus rhizophorae*) besitzen ihre Hauptaktivitätsphase bei Flut, während die Mangrovekrabben *Uca*, *Sesarma* und *Cardisoma* bei Ebbe auf Nahrungssuche gehen. Andere Arten führen vertikale, mit der Flut korrelierte Wanderungen durch. Die Krabbe *Aratus pisoni* lebt an den Mangrove-Stämmen oberhalb der Hochwasserlinie und ernährt sich von den Mangrove-Blättern. Die Schlammspringer *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* sind ähnlich wie die Mangrovekrabbe *Goniopsis cruenta* zu amphibischer Lebensweise befähigt.

Sowohl von terrestrischen als auch von limnischen und marinen Lebensräumen her haben einzelne Tierarten die Mangrove besiedelt, ohne daß man sie zur eigentlichen Mangrove-Fauna rechnen kann. Sie kommen in ihrer Herkunft gemäßen, oft mosaikartig verteilten Habitat-Inseln innerhalb des Mangrove-Bioms vor. *Crocodylus porosus* kann man in südostasiatischen Mangrove-Sümpfen ebenso begegnen wie dem großen Salvator-Waran (*Varanus salvatori*), der in den flußuferbegleitenden südceylonesischen Mangroven in individuenreichen Populationen lebt. Im nördlichen Südamerika dringen der grüne Leguan *Iguana iguana* und der schneckenfressende *Dracaena guianensis* in die Mangrove-Region ein, und giftige *Bothrops*-Arten (u.a. *Bothrops atrox*, *Bothrops jajaraca*) können ebenso angetroffen werden wie in Südostasien Vertreter der Giftschlangengattung *Trimeresurus* und der im Atlantik fehlenden Seeschlangen (Hydrophiidae). Reiher (*Florida coerulea* in Südamerika, *Ardeola ralloides* und *Herodias gularis* in Afrika, *Butoris*-Arten in Südostasien) jagen ihre Beute ebenso in den Mangrove-Sümpfen wie zahlreiche Eisvogelarten, der südamerikanische Schneckenhabicht *Rostrhamus sociabilis*, brasilianische Mangrovebussarde der Gattung *Gerronhotus* und der indische Brahminenweih (*Haliastur indus*).

Auch Fledermäuse werden häufig in den Mangroven angetroffen. Roussetten-Flughunde suchen im Küstengebiet von Ceylon meist in den Mangrove-Wäldern ihre Ruhebäume auf, und in der südamerikanischen Mangrove fliegen die blütenbestäubenden Kleinfledermäuse *Lonchiglossa caudifer* und *Glossophaga soricina*. Für diese Arten ist der Mangrove-Biom jedoch nicht primärer Wohnraum, sondern viel stärker Nahrungssuch-Raum und Refugium vor Feinddruck.

5.2.5 Der Silvaea-Biom

Dieser Großlebensraum ist bezeichnend für die gemäßigten Gebiete des östlichen Nordamerikas, Ostasiens und Mitteleuropas. Die im Vergleich zur Taiga größere ökologische Mannigfaltigkeit schafft Nischen für eine artenreichere Tierwelt, die allerdings durch menschliche Beeinflussung entscheidend verändert wurde. Zen-

tren der Schwerindustrie befinden sich heute in den ehemals sommergrünen Laubwaldbiomen.

Der Silvaea-Biom benötigt zum Gedeihen eine warmfeuchte, mindestens 4- bis 6-monatige Vegetationszeit und milde Winter. Kennzeichnende Bodentypen der Silvaea sind die Braunerdeböden, die besondere Ansprüche an die Wasserversorgung stellen. Sie zeichnen sich durch ausgeglichene Verwitterungstendenz bis in 60 cm Tiefe aus. Tonerde- und Eisenverbindungen zeigen – gemessen an den Werten eines Podsolprofils aus der Taiga – auffallend konstante Werte. Durch angelegte Nadelholzforsten, die zu einer Rohhumusauflage, stärkerem Oberflächenabfluß und Versauerung führen können, werden auf Braunerdeböden Podsolierungsprozesse eingeleitet. Die Phytomassen-Produktion wurde bei mitteleuropäischen Buchenwäldern von zahlreichen Autoren untersucht. Müller und Nielsen (1965) geben als Jahresproduktion (Tonnen Trockensubstanz/ha/Jahr) für einen 40jährigen Buchenwald folgende Werte an:

Gesamtproduktion der assimilierenden Blätter	= 23,5 t/ha/Jahr
Atmungsverluste: Blätter = 4,6 t; Stengel = 4,5 t; Wurzeln = 0,9 t	= 10,0 t/ha/Jahr
Jährliche Produktion an Blättern (2,7 t), Stengeln (1,0 t), Streu und Wurzeln (0,2 t)	= 3,9 t/ha/Jahr
Holzproduktion (oberirdisch 8,0 t, unterirdisch 1,6 t)	= 9,6 t/ha/Jahr

Für die oberirdische Biomasse eines 120jährigen westeuropäischen Sylvaea-Bioms gibt Duvigneaud (1962) folgende Werte (Trockengewicht) an:

Bäume:	Blätter	4 t/ha		
	Zweige	30 t/ha	Vögel:	1,3 kg/ha
	Stammholz	200 t/ha	Großsäuger:	2,2 kg/ha
Unterwuchs:		1 t/ha	Kleinsäuger:	5,0 kg/ha
		235 t/ha		8,5 kg/ha

Walter (1971) weist darauf hin, daß die stehende Phytomasse des Waldes bis ins hohe Alter ständig zunimmt und bei 50jährigen Beständen bereits 200 t/ha, bei 200jährigen 400 t/ha überschreiten kann.

Die Jahresperiodik des Silvaea-Bioms und die damit verflochtenen bodennahen Lichtverhältnisse führen zu jahreszeitlich abhängigen, unterschiedlichen Artenzusammensetzungen.

Entsprechend der ökologischen Ähnlichkeit der disjungierten Silvaea-Biome finden sich neben zahlreichen Konvergenzen auch auffallend nahe phylogenetische Verwandtschaften. Das gilt sowohl für die Tiere als auch für die Pflanzen. Die Moosflora der nordamerikanischen Appalachen setzt sich aus mehr als 353 Arten zusammen. Von diesen kommen 196 (= 55,3 %) auch in Japan vor.

Acer-, *Quercus-* und *Fagus*-Arten kennzeichnen die Silvaea-Biome der Nearktis (*Acer saccharinum, Quercus rubra, Quercus macrocarpa, Fagus grandiflora* u. a.) ebenso wie jene der westlichen Palaearktis (*Quercus petraea, Quercus robur, Fagus sylvatica* u. a.), Chinas (*Fagus longipetiolata, Fagus engleriana*), Formosas (*Fagus hayatae*) und Japans (*Fagus sieboldii, Fagus japonica*). Während für Kleintierarten

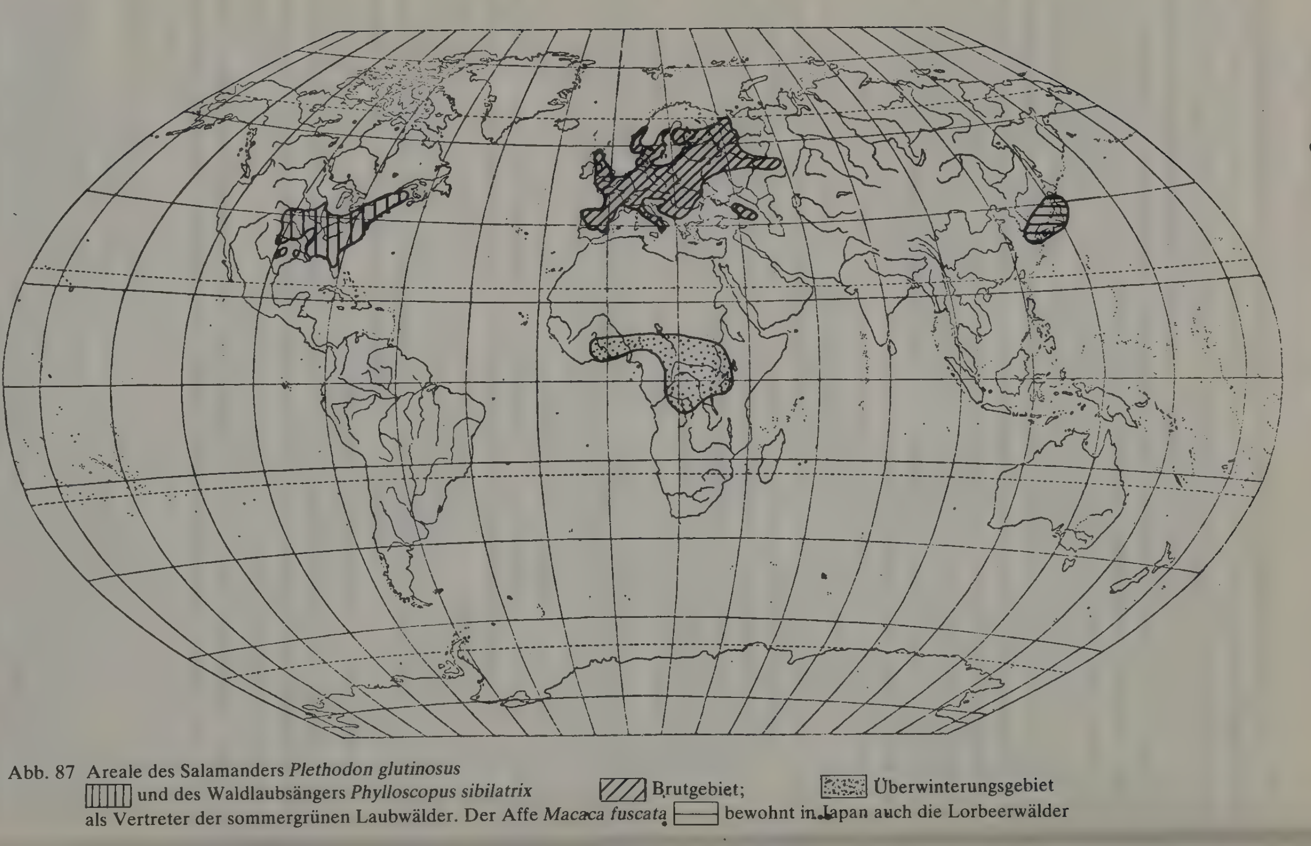


Abb. 87 Areale des Salamanders *Plethodon glutinosus* und des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* Brutgebiet; Überwinterungsgebiet als Vertreter der sommergrünen Laubwälder. Der Affe *Macaca fuscata* bewohnt in Japan auch die Lorbeerwälder

durch die Tätigkeit des Menschen in der Silvaea neue Lebensräume geschaffen wurden und zahlreiche Arten ihr jetziges Vorkommen in Mitteleuropa oder Nordamerika ausschließlich dem Menschen verdanken, verschwinden zahlreiche Wirbeltierarten (Luchs, Wildkatze, Wolf, Bär, Fischotter, Biber) immer stärker oder wurden bereits ausgerottet (Auerochse). Die ökologische Bindung einzelner Silvaea-Tiere ist besonders gut bei Buchenwaldarten untersucht. Aufgrund einzelner Schneckenarten lassen sich die Buchenwälder untergliedern. So ist zum Beispiel das Vorkommen von *Abida secale, Clausilia parvula* und *Cepaea hortensis* an Buchenwaldbedingungen gekoppelt. THIELE (1968) konnte bei Laufkäfern ähnliche Bindungen aufzeigen. Die Biotope von *Abax ater* und *Abax ovalis* weisen „Waldbedingungen" in Bodennähe auf. In saarländischen „Naturwaldzellen" konnte diese Bindung einzelner Waldarten unter den Carabiden an sommergrüne

Verteilung von Carabidenarten auf 13 saarländischen Waldstandorten (Naturwaldzellen) (nach REIS 1975).

Standorttyp		feucht-kühl			dunkel				trocken-warm			hell	
Untersuchungsflächen	8.2	2.2	8.1	2.1	12.2	9.2	9.1	17.2	17.1	7.1	17.3	12.1	7.2
Stenöke Waldarten													
Patrobus atrorufus	21	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agonum ruficorne	15	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trechus quadristriatus	1	13	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Pterostichus nigrita	6	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bembidion mannerheimi	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agonum assimile	5	13	21	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterostichus niger	83	9	1	22	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Nebria brevicollis	15	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Euryöke Waldarten													
Abax ater	181	55	98	24	228	36	48	27	54	184	123	324	92
Carabus problematicus	82	11	26	25	14	52	6	24	52		81	16	3
Carabus purpurascens	6	3	1	15	49	—	—	35	6		38	29	1
Carabus nemoralis	3	3	1	—	2	—	—	—	1	2	9	4	3
Cychrus attenuatus	10	2	4	—	4	9	11	6	18	—	27	3	—
Pterostichus niger	83	9	1	22	1	—	—	5	—	—	14	—	—
Pterostichus oblongopunctatus	6	4	4	—	—	—	5	—	3	—	3	1	—
Pterostichus madidus	1	—	10	—	—	—	—	—	—	23	—	4	4
Differentialarten der Fagetalia (LÖSER 1972)													
Abax ovalis	—	2	1	—	14	—	2	—	18	—	—	171	—
Molops piceus	—	1	2	1	4	—	—	—	—	15	—	13	—
Abax parallelus	8	3	17	—	6	2	8	1	21	29	22	13	26
Pterostichus cristatus	47	126	102	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
(Tr. laevicollis)	2	2	1	1	1	1	1	1	1	—	1	4	—
Lichtungsarten													
Carabus coriaceus	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—	3	21
Harpalus latus	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	2
Bembidion lampros	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	6
Carabus arcensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—
Notiophilus biguttatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Trechus secalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Amara lunicollis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Pt. anthracinus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Wälder ebenfalls bestätigt werden (Müller et al. 1975). 13 Untersuchungsstandorte lassen sich von feucht-kühl und dunkel nach trocken-warm und hell ordnen. Vergleicht man innerhalb dieser Flächen das Auftreten stenöker und euryöker Waldarten sowie der Differentialarten der Buchenwälder und Lichtungsarten, so läßt sich zeigen, daß die einzelnen Standorte durch charakteristische Artenkombinationen gekennzeichnet werden können.

Auch die Käferfauna zahlreicher Halbtrockenrasen im Moselraum besteht zum überwiegenden Teil aus einer wärmeliebenden Waldfauna (Nagel 1975). Daneben treten jedoch besonders unter den Schmetterlingen und bei den Wirbeltieren Arten auf, die nur in offenen Landschaften leben können.

Die sommergrünen Laubwälder der Südkontinente (u.a. *Nothofagus*-Wälder) unterscheiden sich ökologisch und in ihrer Artenzusammensetzung grundlegend von jenen der Nordhalbkugel. Die *Nothofagus*-Wälder von Chile z.B. besitzen mit ihren monotypischen Amphibiengenera *Telmatobufo, Batrachyla, Hylorina, Calyptocephalella* und *Rhinoderma* sowie ihren endemischen Vogelgattungen *Sylviorthorhynchus, Aphrastura, Pygarrhichas* und *Enicognathus* einen zwar mit der übrigen südamerikanischen Fauna verwandten Grundstock, der jedoch, wie die Fossilgeschichte beweist, seit dem Miozän eine eigene Geschichte durchlief. *Calyptocephalella* ist bereits aus dem Oligozän des südlichen Südamerikas bekannt. Zwei monotypische Beuteltiergenera der chilenischen Nothofagus-Wälder, *Rhyncholestes* und *Dromiciops*, lassen sich fossil bis ins Eozän (*Rhyncholestes*) bzw. Oligozän und Miozän (*Dromiciops* und Verwandte) Patagoniens zurückverfolgen.

5.2.6 Der Steppen-Biom

Im Steppenbiom treten Tiere auf, die an die außertropischen Grasfluren, Prärien und Grasländer der tropischen Gebirge (u.a. der andinen Puna) angepaßt sind. Als „Makromosaik" aus Laubwaldbeständen und Wiesensteppen stellt die Waldsteppe den Übergang von den Steppen- zu den Waldbiomen dar. Mit zunehmender Aridität treten die Bäume zugunsten des Graslandes zurück. Aus der Existenz von Krotowinen (= fossile Bauten von obligatorischen Steppennagern; u.a. Zieseln) in den Wäldern läßt sich der Nachweis erbringen, daß noch im Postglazial Verschiebungen zwischen Wald- und Steppenbiomen abliefen.

Im Gegensatz zur Savanne besitzen die Steppen einen scharfen Wechsel zwischen kalten und warmen Jahreszeiten. Kennzeichnende Bodentypen der Steppen sind die Tschernoseme (Schwarzerden), denen ein toniger Anreicherungshorizont fehlt. Das Schmelzwasser im Frühjahr spült den Kalk (Ca CO_3) aus den oberen Horizonten aus. Der Kalkhorizont im Boden liegt um so höher, je arider das Klima ist. Jedem Bodentypus kann eine standortspezifische Pflanzengemeinschaft zugeordnet werden:

Bodentypus	Vegetation
Graue Waldböden	Eichen-Hainbuchen- und Eichenwald
Degradierte Schwarzerde	Eichen-Schlehengebüsch
Nördliche Schwarzerde	Feuchte, krautreiche Wiesensteppe
Mächtige Schwarzerde	Typische Wiesensteppe

Gewöhnliche Schwarzerde	Krautreiche Federgras-(*Stipa*-)Steppe
Südliche Schwarzerde	Trockene, krautarme Stipa-Steppe

Die Biomasse ändert sich mit dem jeweiligen Steppentypus und der Jahreszeit. Für krautarme Federgrassteppen werden oberirdische Phytomassen zwischen 4530 und 6250 kg/ha in feuchten Jahren gegenüber 710 und 2700 kg/ha in trockenen Jahren angegeben. Die unterirdische Phytomasse bleibt dagegen unverändert und ist im Vergleich zur oberirdischen viel größer. Für Wiesensteppen gibt WALTER (1971) eine Phytomasse von 23,7 t/ha (unterirdisch 84 %) an, für Federgrassteppen 20,0 t/ha (unterirdisch 91 %).

Im Gegensatz zur Nordhalbkugel nehmen die Steppen auf der Südhalbkugel nur eine relativ kleine Fläche ein. Der ostpatagonische Steppengürtel Südamerikas, im Regenschatten der Anden, ist eine Trockensteppe mit horstförmig wachsenden Hartgräsern und Zwergsträuchern.

Eine besonders umstrittene Steppe war die südamerikanische Pampa (zwischen 32 und 38° südl. Breite), das landwirtschaftliche Kerngebiet Argentiniens, das manche Wissenschaftler für ursprüngliches Waldland hielten, das durch Indianerfeuer vernichtet wurde. Charles DARWIN (1832) hatte als erster bei seinem Ritt von Bahia Blanca nach Buenos Aires die Frage nach den Ursachen der Waldlosigkeit der Pampa gestellt und sehr klar zwischen der Urlandschaft der Pampa, die er aus evolutionsgenetischen Gründen für baumlos hielt, und dem gegenwärtig möglichen Pflanzenwuchs in der Pampa unterschieden, was von späteren Bearbeitern oft völlig vernachlässigt wurde. Neuere biogeographische Untersuchungen über die neotropischen Ausbreitungzentren zeigen, daß die Pampa ein eigenes Ausbreitungszentrum einer Steppenfauna darstellt (MÜLLER 1973), und stützen damit die Annahme, daß die Pampa ursprüngliches Grasland ist. Die endemische Fauna des Pampa-Ausbreitungszentrums setzt sich aus an waldfreie Landschaften adaptierten Arten zusammen. Das läßt sich auch durch die Avifauna belegen. Von den 902 argentinischen Vogelarten kommen in der „Zona Chacopampeana“, die sowohl den argentinischen Chaco als auch die Pampa umfaßt, allein 372 Arten vor. Davon gehört der größte Teil zu weitverbreiteten Spezies in den waldfreien Landschaften Südamerikas. 52 Arten sind jedoch als Faunenelemente der Pampa anzusprechen.

Die relativ hohen Niederschläge der Pampa (1000 mm im Nordosten; 500 mm im Südwesten) werden durch die potentielle Evaporation ausgeglichen. Abflußlose, seichte, sodahaltige Seen, die im Sommer meist austrocknen, sind weitere Indikatoren für das semiaride Klima dieser Steppe. „Die negative Wasserbilanz beträgt in der feuchten Pampa etwa 100 mm und in den trockensten Teilen der Pampa bis 700 mm“ (WALTER 1971). Auf gut dränierten Böden können Gehölze (*Celtis spinosa*) gedeihen. Die mächtigen Humushorizonte (bis 1,5 m) erinnern an Schwarzerde- und Prärieböden und zeigen keine Anzeichen einer früheren Bewaldung.

Auf den Grasfluren der Hochanden leben Vicuna (*Lama vicugna*) und Guanako (*Lama guanacoe*). Das Guanako besiedelte auch die argentinische Pampa und die Kaltsteppen Patagoniens, wo es zusammen mit den Gürteltieren *Zaedyus pichy* und *Chaetophractus villosus*, den Erdleguanen *Proctotretus pectinatus, Liolaemus*

magellanicus und *Liolaemus fuscus*, den Wildhunden *Lyncodon patagonicus* und *Dusicyon griseus* und dem Darwinstrauß *Pterocnemia pennata* vorkommt. Der jahreszeitliche Wechsel (Sommer/Winter) prägt das Leben der Steppentiere viel stärker als der Savannenfauna. Steppen- und Savannentiere verfügen als Arten der offenen Landschaften über hervorragendes Seh- und Geruchsvermögen. Lauftiere bilden meist Herden. Im Schrifttum, vor allen Dingen über Afrika, wird im Zusammenhang mit der Savanne häufig der Ausdruck „Steppe" verwendet, was vielfach zu einer Verwirrung der Begriffe führte. Sicherlich gibt es auf der Südhalbkugel einige Grenzfälle (u.a. das Grasland im Ngorongoro-Krater; das äquatorwärtige Vordringen der Steppen in Argentinien und Paraguay), da Steppe und Savanne aneinander grenzen. Auf der Nordhalbkugel liegen die Verhältnisse mit Ausnahme der nordamerikanischen Prärien wesentlich einfacher. Kennzeichnende Tiere der eurasiatischen Steppen sind die Ziesel (*Citellus*), die Steppenweihe, der Würgfalke, der Steppenadler, der Wüstenhäher (*Podoces panderi*), die Lerche *Melanocorypha mongolica*, der Dschiggetai-Wildesel und die Saiga-Antilope. In den europäischen Steppen des Jungpleistozäns lebte der Riesenhirsch (*Megalocera giganthus*).

Die Saiga-Antilope ist an die extremen Bedingungen der Trockensteppe, mit sommerlichen Staub- und winterlichen Schneestürmen, angepaßt. Ihre großen, rüsselartig verlängerten Nasenvorräume filtern die eingeatmete Luft und halten den Staub zurück. Jungtiere zeigen mimetische Anpassungen an die Bauten von Ziesel und Steppenmurmeltieren, die auf einem Quadratkilometer Populationsdichten bis zu 35000 Individuen erreichen können. Präriehühner (*Tympanuchus cupido*), Nager (*Perognathus flavescens, Spermophilus franklinii, Spermophilus tridecemlineatus, Spermophilus spilosoma*), Gabelbock (*Antilocapra americana*), Bisons (*Bison bison*) und Klapperschlangen (*Crotalus*) sind kennzeichnende Arten der nordamerikanischen Prärien, die einen komplexeren ökologischen Aufbau besitzen als die eurasiatischen Steppen. Sie gehen südlich des 30. Breitengrades in *Prosopis*-Savannen über. Klimatische und geomorphologische Struktureigenschaften führen zur Bildung einer schachbrettartigen Anordnung der Bodentypen. Gräser südlicher Herkunft (u.a. *Andropogon*) spielen eine große Rolle. Das Feuer ist in der Prärie ein natürlicher Faktor zugunsten des Graslandes.

Durch anthropogenen Einfluß ist nicht nur die Prärie flächenmäßig geschrumpft, sondern ebenso die Populationsgröße zahlreicher Steppenarten. Neben dem Bison und den Gabelböcken zählen hierzu auch die zu den Nagern gehörenden Präriehunde (*Cynomys*). Diese durchwühlten den Steppenboden und besiedelten in riesigen, mehrere Millionen Individuen starken Populationen die weiten Ebenen.

Wie bestimmte Krankheitserreger und -überträger des Menschen an den tropischen Regenwald oder die Savannen gebunden sind, so gibt es auch in den Steppengürteln auf der Nord- und Südhalbkugel „steppenbegleitende" Krankheitserscheinungen (Jusatz 1966). Der Urheber der Tularämie ist *Pasteurella tularensis*. Er wird von Zecken und Milben auf Nagetiere (Steppen der UdSSR), Hasen (Europa) und Schafe (USA) übertragen, die das natürliche Reservoir bilden. Das Auftreten der Tularämie ist an kontinentale Klimate mit Steppen oder Weideland gebunden.

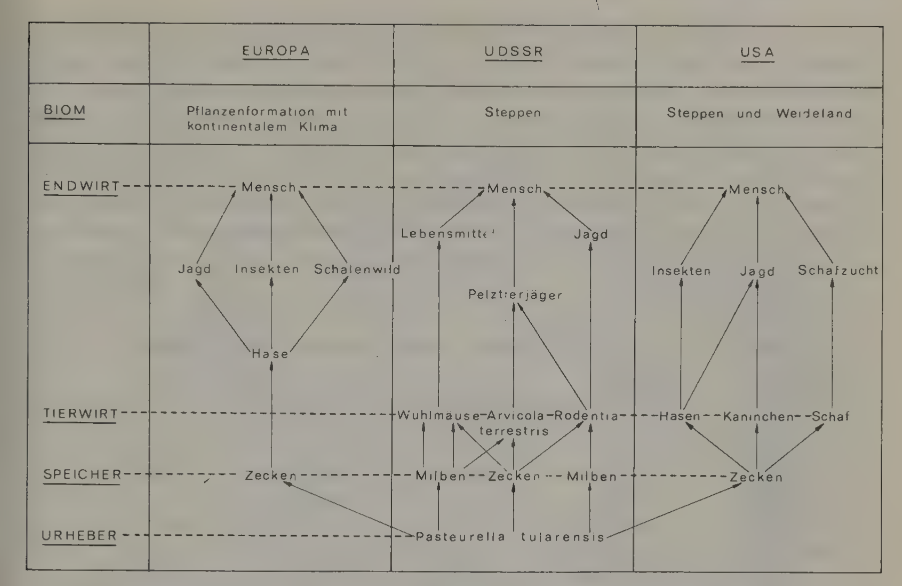


Abb. 88 Beziehungen zwischen Tularaemie und dem Steppen-Biom (nach Jusatz 1966)

5.2.7 Der Taiga-Biom (Borealer Nadelwaldbiom)

Dieser Biom, mit den größten zusammenhängenden Wäldern, zieht sich südlich der nach Norden angrenzenden Tundren, als durchschnittlich 1500 km breiter Gürtel, nur durch die Ozeane unterbrochen, um die Erde. Ozeanische und kontinentale Klimaeinflüsse führen zu deutlichen biogeographischen Differenzierungen. Im Bereich ozeanischer Klimate grenzen die borealen Nadelwälder meist in einer breiten Übergangszone an die sommergrünen Laubwälder. Mit zunehmender Kontinentalität treten Trockensteppen und Halbwüsten als Grenzbiome auf. Winterkalte Klimate, mit Temperaturen bis −78° (Ostsibirien), kurze, aber warme Sommer, mit 3- bis 5monatiger Vegetationszeit, ausgedehnte Dauerfrostböden im nördlichen Teil, Podsol-Böden, weite Torfmoore und artenarme Nadelwälder in Eurasien (artenreichere in Nordamerika) kennzeichnen den Lebensraum der Taiga-Tierwelt.

Die Dauer der Tage mit Mittelwerten über 10° C sinkt unter 120 Tage (Walter 1971). Die Nordgrenze zum Tundrenbiom ist gekennzeichnet durch eine mehr als 8monatige kalte Jahreszeit und nur 30 Tage mit Tagesmitteln über 10° C. Diese Temperaturwerte stellen jedoch nur die „äußere Klammer" dar. Eine regionale Bearbeitung der borealen Nadelwälder erbringt oft eine Fülle von klimatischen und ökologischen Besonderheiten. Wegen einer meist nur lückenhaften Schneedecke im Bestandesinnern und geringerer Sonneneinstrahlung sind sowohl die Durchschnittstemperaturen als auch die Frosttiefe des Bodens niedriger als auf

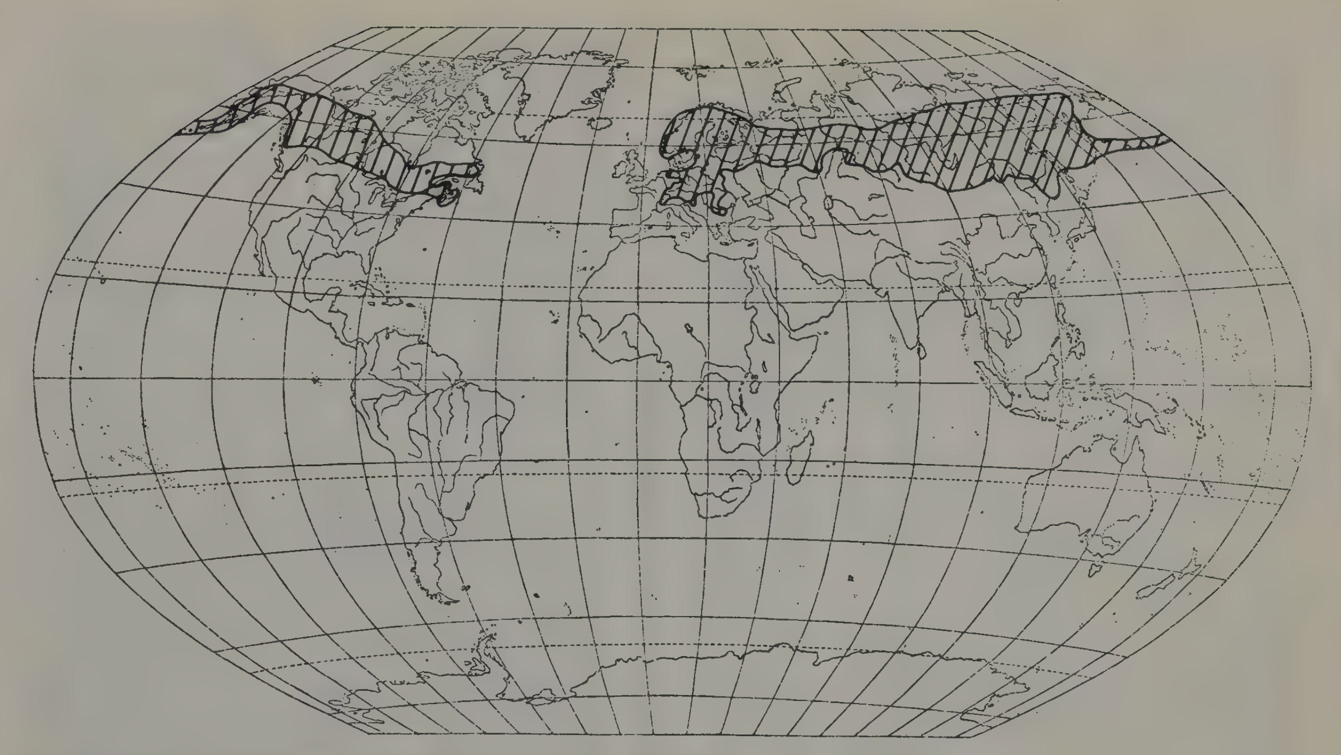


Abb. 89 Areal des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*), eine Art der Taiga-Biome, die am Südrand ihres Areals auch in die sommergrünen Laubwälder vordringt

vergleichbaren Standorten ohne Nadelwald. 5,5 Tonnen pro Hektar beträgt im allgemeinen die Jahresproduktion borealer Nadelwälder an organischer Masse, 3 Tonnen pro Hektar an Holzzuwachs. Die Produktivität nimmt im allgemeinen von Norden nach Süden zu. Südlich der geschlossenen borealen Nadelwälder treten isolierte Vorkommen, vertikal verschoben, häufig mit „Waldgrenzen-Arten" auf. In den Zentralalpen bilden die europäische Lärche (*Larix decidua*) und meist auf Urgestein die Arve oder Zirbe (*Pinus cembra*) die oberste Waldstufe. Neben einer spezifischen ökologischen besitzen die borealen Nadelwälder auch eine genetische Struktur, die bemerkenswerte Unterschiede zwischen Eurasien und Nordamerika erkennen läßt.

Wichtigste Baumarten der borealen Wälder (nach Hare und Ritchie 1972)

Gattung	Nordamerika 55° W – 160° W	Nordeuropa 5° O – 40° O	Westsibirien 40° O – 120° O	Ostsibirien 120° O – 170° O
Picea	*glauca* *mariana*	*excelsa*	*obovata*	*obovata* *jezoensis*
Abies	*balsamea*		*sibirica*	*nephrolepis* *sachalinensis*
Pinus	*divaricata*	*silvestris*	*sibirica* *silvestris*	*silvestris* *pumila* *cembra*
Larix	*laricina*		*sibirica* *sukachzewskii*	*dahurica*
Populus	*tremuloides* *balsamifera*	*tremula*	*tremula*	*tremula* *suaveolens*
Betula	*papyrifera* *kenaica*	*pubescens* *verrucosa* *kusmisscheffii*	*verrucosa* *pubescens*	*ermani*
Alnus	*tenuifolia* *crispa* *rugosa*	*incana*	*fruticosa*	*fruticosa* *Alnaster kamschatica*
Salix	*Salix* spp.	*Salix* spp.	*Salix* spp.	*Salix* spp. *Chosenia macrolepis*

Die Wirbeltiere der Taiga zeigen viele Verwandtschaftsbeziehungen zum sommergrünen Laubwald (Silvaea). Taigaarten, die sowohl in der Alten als auch in der Neuen Welt auftreten, sind der Luchs (*Lynx lynx*), der Vielfraß (*Gulo gulo*), der Nerz (*Mustela lutreola*), das Hermelin (*Mustela erminea*), der Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*), der Dreizehenspecht (*Picoides tridactylus*), Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*) und der Elch (*Alces alces*), wobei jedoch letzterer viel stärker an die ausgedehnten Sumpf- und Moorgebiete der Taiga gebunden ist. Der hochnordische Unglückshäher (*Perisoreus infaustus*), der boreoalpin verbreitete

Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*), der im Winter bis Mitteleuropa ziehende Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*), der Auerhahn (*Tetrao urogallus*) und das sibirische Feuerwiesel (*Mustela sibirica*) sind kennzeichnende Vertreter der eurasiatischen Taigabiome. Mit Ausnahme des Auerhahns werden sie in der Nearktis von nahe verwandten oder gleichen Arten vertreten (in Nordamerika u. a. *Bombycilla garrulus, Bombycilla cedrorum, Perissoreus canadensis, Nucifraga columbiana*). Während das holarktische Areal des Dreizehenspechtes eine deutliche nearktische Disjunktion westlich der Nordamerikanischen Seen aufweist, besitzt sein naher Verwandter *Picoides arcticus* ein geschlossenes nordamerikanisches Taigaareal (mit Ausnahme von West-Alaska). Bemerkenswert ist das Vorkommen eines Vertreters der Baumstachler (*Erethizon dorsatum*) in den kanadischen Nadelwäldern. Das Haselhuhn (*Bonasa bonasia*), dessen Arealnordgrenze in Eurasien häufig mit der Waldgrenze zusammenfällt (in Jakutien bis 67 ° N, am Jenissey bis 69° N, in Fennoskandien bis 69° N), kommt stellenweise auch im Laubwald vor. In der Schweiz brütet die Art sympatrisch mit *Tetrao urogallus*. Sie ist sehr standortstreu, was auch durch Wiederfunde beringter Tiere bestätigt wurde (Glutz von Blotzheim, Bauer und Bezzel 1973).

Die Bodentierwelt setzt sich aus nur wenigen Artengruppen zusammen (Milben, Insektenlarven, Fadenwürmer, Urinsekten u. a.). Schnecken spielen eine geringe Rolle. Sie fehlen in manchen Nadelwäldern. Dagegen sind Holz-, Blatt-, Gallwespen und Ameisen (*Formica, Camponotus*) bezeichnende Vertreter unter den Insekten. Zahlreiche Forstschädlinge sind an den Nadelwaldgürtel gebunden (u. a. Fichtenborkenkäfer *Ips typographus*, Kiefernspanner *Bupalus piniarius*, Kieferneule *Panolis piniperda*).

Der grüne Spanner (*Oporina autumnata*) ist neben Rentier und Mensch der stärkste die Birkenwaldgrenze in Skandinavien ökologisch beeinflussende Faktor.

Innerhalb der Insektenfauna treten, ähnlich wie in den Tundren- und Orealen Biomen, auch flugunfähige Formen auf. „Wing reduction, which may have a variety of causes, is common in insects living in low-temperature environments. In insects generally and crane flies in particular living in cold latitudes or at high elevations or occuring as adults in winter in temperate regions, reduction or loss of wings has probably resulted from the insects' inability to use them in flight, so that natural selection would not act unfavorably on mutant forms in which reduction occurred" (Byers 1969).

Der jahreszeitliche Wechsel der Lebensbedingungen ist Ursache für eine große Zahl verschiedener Anpassungstypen. Bei Invertebraten sind lange Winterruhen (Diapausen), bei insektenfressenden Vögeln und Säugetieren (u. a. Ren) Wanderungen bekannt, Vögel und Säuger, die sich direkt von der Primärproduktion (u. a. Samen) ernähren, überdauern den Taigawinter jedoch am Standort (u. a. Rauhfußhühner). Die Populationsdichten der Tiere unterliegen jahresperiodischen Schwankungen, die beim Seidenschwanz korreliert zur Nahrungsproduktion der Wälder stehen.

5.2.8 Der Tundren-Biom

Der Name Tundra leitet sich vom finnischen „tunturi“ ab und bedeutet „unbewaldeter Hügel“. Der holarktische Tundrenbiom ist durch das Vorherrschen von Moosen, Flechten und zwergstrauchreichen Heiden gekennzeichnet. Er erstreckt sich im subpolaren Bereich des nördlichen Eurasiens, an den grönländischen Küsten, über weite Teile von Island und den Rand der nordamerikanischen Arktis entlang und nimmt allein in Nordsibirien eine Fläche von 3 Mill. km^2 ein. Der Übergang der Tundra zur Taiga vollzieht sich in einem unterschiedlich breiten Waldtundrengürtel, in dem Birken (ozeanischer Einfluß) oder Lärchen und Fichten (kontinentaler Einfluß) dominieren. Neben abiotischen Faktoren (u. a. Frosttrocknis, starke und austrocknende Winde) bestimmt eine Vielzahl biotischer Faktoren (Konkurrenz zwischen Flechten- und Moosdecken und Baumsämlingen; Mensch; Rentiere; Baumschädlinge u. a.) die polare Waldgrenze.

Auf der Südhalbkugel f e h l e n mit der Nordhalbkugel vergleichbare Tundrenbiome, obwohl die südlichsten Tussockgrasländer manche Verwandtschaftsbeziehungen aufweisen. Auf den Südkontinenten verläuft die Baumgrenze an der Südspitze Südamerikas (56°) nördlich von den Falklandinseln und geht im südatlantischen Ozean auf 40°, im indischen – zwischen St. Paul und Neu-Amsterdam – sogar auf 38,5° zurück. Tristan da Cunha in 37° S besitzt eine Baumart.

Große und schnelle Temperatursprünge, wie sie im Hochgebirge auftreten, sind in den Sommermonaten für den Tundrenbiom nicht kennzeichnend. Deshalb ertragen, im Gegensatz zur Tierwelt der Hochgebirge, viele tundrale Insekten keine großen Temperaturgegensätze. In der nordsibirischen Tundra schwankt die Zahl der Tage mit Temperaturmitteln über 0° C zwischen 188 und 55. Da durch die niedrigen Temperaturen die Evaporation verringert wird, herrschen in der Tundra, trotz Niederschlägen um 200 mm, humide Verhältnisse. Die Sommer sind kurz und kühl (0° Jahresisotherme), und der Boden bleibt in der Tiefe ständig gefroren. Die Gefrornistiefe ist dabei nicht nur von abiotischen, sondern auch von biotischen Faktoren abhängig.

Bei Massenvermehrung von Lemmingen kann es durch Wurzelverbiß zur Zerstörung der oberflächlichen Vegetation kommen, was Rückwirkungen auf die Auftautiefe der Böden hat. Von besonderer Bedeutung sind die großen Schwankungen der Strahlungsverteilung (Polartag, Polarnacht). Als Folge der gleichmäßig niedrigen Temperaturen ist die Entwicklungsdauer poikilothermer Tiere erheblich verlängert und das Wachstum der Pflanzen entsprechend verlangsamt. Allerdings gibt es auch hier Ausnahmen, die verdeutlichen, daß wir bei jeder zoogeographischen Untersuchung die adaptiven Fähigkeiten mancher Arten nicht hoch genug einschätzen können. Die deutschen Populationen des Laufkäfers *Pterostichus nigrita* entwickeln sich optimal bei Temperaturen von 15 bis 25° C (Ferenz 1975). Lappländische Tiere entwickeln sich jedoch sowohl bei niedrigeren als auch höheren Temperaturen. Bei 10° C ist die Mortalität um mehr als 50 % geringer und die Entwicklungsdauer um 27 % kürzer als bei deutschen Vertretern. Bei Temperaturen zwischen 25° und 30° wird die Wachstumsrate deutlich erhöht. Die Larvalentwicklung der Art kann dadurch bei niedrigen Temperaturen ablaufen, bei

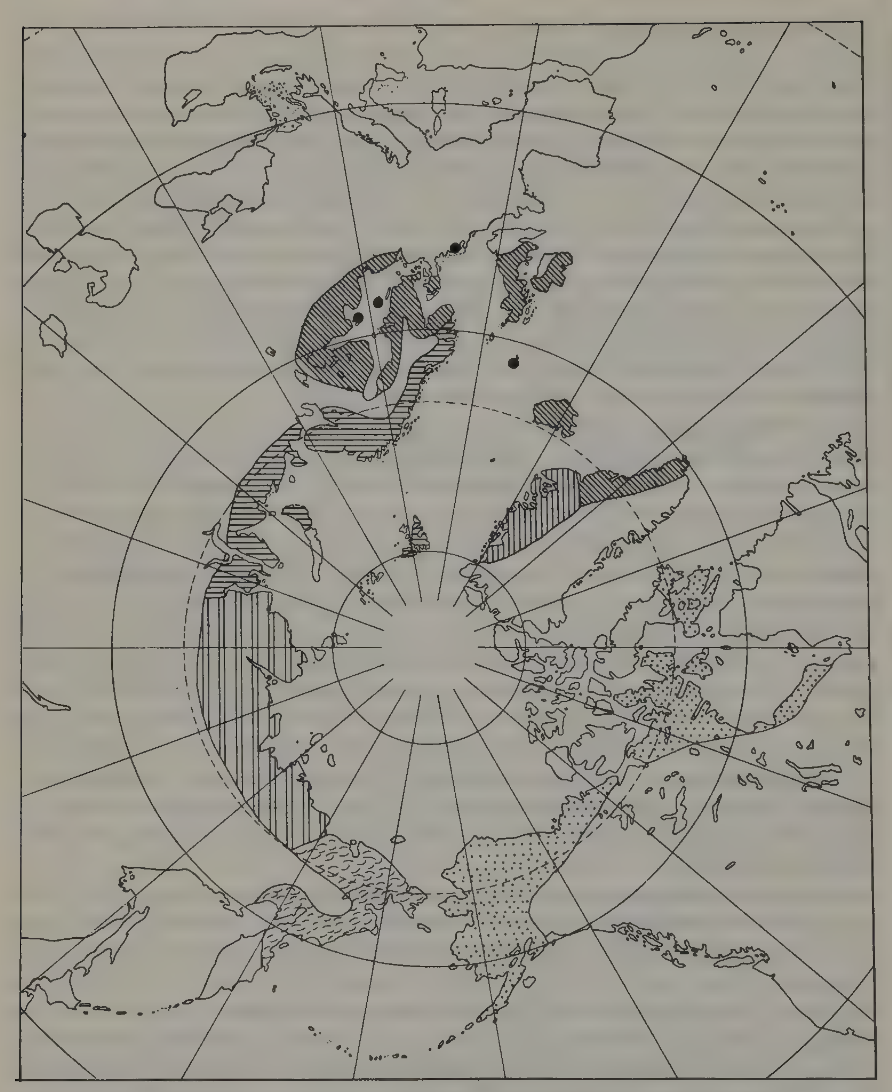


Abb. 90 Brutareal der Rassen von *Calidris alpina* mit deutlicher Bindung an das Tundral (nach VIEILLARD 1972)

hohen können Entwicklungsrückstände aufgeholt werden. Damit gelingt es *Pterostichus nigrita*, Larval- und Imaginalentwicklung im subarktischen Sommer abzuschließen. Auch bei den Pflanzen sind ähnliche physiologische Mechanismen bekannt. Generell läßt sich bei ihnen jedoch feststellen, daß das Wachstum deutlich reduziert wird. Ein 83 mm dickes Wacholderstämmchen besaß 544 Jahresringe,

eine 60 cm dicke Fichte über 400. Die weitverbreitete Rentierflechte (*Cladonia rangifera*) wächst im Jahr etwa 1 bis 5 mm, und es muß angenommen werden, daß Tundren, die von Rentieren beweidet werden, mindestens 10 Jahre zu ihrer Erneuerung benötigen. Entsprechend den geringen Zuwachsraten ist auch die Primärproduktion im Vergleich zu anderen Biomen gering. Von Bedeutung ist jedoch der Ausnutzungsgrad dieser Produktion durch Konsumenten. Für warmblütige Pflanzenfresser liegen Vergleichszahlen von REMMERT (1973) vor.

Ausnutzungsgrad der Primärproduktion durch warmblütige Pflanzenfresser

Typ	erntbare Primärproduktion pro ha/Jahr Trockenmasse	reicht energetisch für Schafe/ha/Jahr	Tierbestand pro ha	geschätzter Ausnutzungsgrad in %
Tundra von Spitzbergen	(270–500 kg/ha)	1	Rentier 0,006 Wildgänse (90 Tage) Schneehühner Moschusochse	1–2
Serengeti (Ostafrika)	7500 kg/ha (30 Mio. kcal)	20	0,5 Savannentiere (2,5 Mio. kcal/ha/Jahr)	8
europ. Bergland	9000 kg/ha	24	Hirsch 0,006 Reh 0,02 Hase	0,02
Kraut- und Strauchschicht in einem europ. Bergland	500 kg/ha	1,4	Hirsch 0,006 Reh 0,02 Hase	1,0
maritime Bergwiese in Hirta/St. Kilda	2000 kg/ha	5	Soay-Schaf 1,72	31
Bergwiese in den Karpaten	6 Mio. kcal/ha/Jahr	4	Muriden 15	1

Obwohl die meisten Tier- und Pflanzenarten die kurzen Sommermonate als Fortpflanzungszeit ausnutzen müssen, gibt es Arten, deren Entwicklung über mehrere Jahre hin ausgedehnt wird. Hierzu gehört der Kreuzblütler *Braya humilis*, deren Blütenknospen schon zwei Jahre vor der eigentlichen Blütezeit angelegt sein können.

Für die Tundra kennzeichnende Wirbeltierarten sind das Ren (*Rangifer tarandus*), Schneehase (*Lepus timidus*), Polarfuchs (*Alopex lagopus*), der gegenwärtig nur noch auf Grönland und Spitzbergen (eingeführt) vorkommende Moschusochse (*Ovibos moschatus*), Lemminge, von denen das Vorkommen nordischer Greifvögel (u.a. Rauhfußbussard (*Buteo lagopus*) abhängt, Schneeule (*Nyctea scandiaca*), Schneehühner und Schneeammern.



Abb. 91 Eiszeitliche (oben) und rezente (unten) Verbreitung des Rentiers in Europa (S. 168) und Eurasien (S. 169 oben) (nach VAJDA 1968).
Es bedeuten: ● ● = Arealsüdgrenze
▲ = bedeutende Fundstellen ▥ = Vereisungsgebiete

Während die Schneeule Standvogel der Tundra ist, erscheint das Ren vielerorts nur im Sommer und zieht im Winter in riesigen Herden nach dem Süden. Massenvermehrung der Lemminge kann zu einer Reduktion der Tundra-Produktion von über 20 % führen. Die Lemming-Invasionszyklen besitzen im allgemeinen eine Amplitude von 3 bis 5 Jahren, und THOMPSON (1955) und MAHER (1967) zeigten, daß neben abiotischen Faktoren (Lufttemperatur, Schneebedeckung) und der Vegetation auch Raubfeinde einen erheblichen Einfluß auf diese Zyklen ausüben.

Abb. 92 Expansion der Lemming-Gattung *Dicrostonyx* im Würmglazial. | [Linie] | vermutliche würmglaziale Arealgrenze und wichtige Vorkommen (●); | [Linie mit Querstrichen] | rezentes Verbreitungszentrum von *Lemmus lemmus, Lemmus obensis, Dicrostonyx torquatus* (nach CHALINE 1973)

Untersuchungen an Winternestern der nordamerikanischen *Lemmus trimucronatus* und *Dicrostonyx groenlandicus* bestätigen, daß das auch in Mitteleuropa vorkommende Mauswiesel (*Mustela nivalis*) steuernd auf die Lemmingszyklen einwirkt.

Bezeichnend für die Sommermonate ist der Stechmückenreichtum der Tundra. Das erklärt sich aus der Vielzahl für die Fortpflanzung geeigneter Schmelzwassertümpel und der Tatsache, daß die Mückenweibchen auch von Pflanzensäften (also ohne Blutsaugen) leben können.

Nach einer Arbeitshypothese von REMMERT (1972) stellen die warmblütigen Wirbeltiere einen wesentlichen Grund für die Erhaltung der Tundra dar. „Ihre Vernichtung würde einer Vernichtung der Tundra gleichkommen. Damit wird das Geschick der Tundra im Winter auch an den europäischen Küsten entschieden, wohin die Wildgänse der Arktis ihre Wanderungen unternehmen."

Polwärts von den Tundrenbiomen erstrecken sich die arktischen Lebensräume, die dadurch gekennzeichnet werden können, daß die Landtierwelt entscheidend von der Produktivität des Meeres abhängig und im wesentlichen eine Küstenfauna ist. Ein gutes Beispiel hierfür ist der um den Nordpol lebende Eisbär, dessen Hauptnahrung Robben und Wasservögel darstellen. Das Polarmeer-Walroß (*Odobenus rosmarus rosmarus*), das sich überwiegend von Mollusken ernährt, hatte indirekt Anteil an der Erschließung des hohen Nordens, und die Ausbeutung der scheinbar unerschöpflichen Walroßbestände führte zu geographischen Forschungsreisen von weltweiter Bedeutung. Da das Walroß im Gegensatz zur Eismeerringelrobbe (*Phoca hispida*) keine Atemlöcher in die Eisdecke „atmen" kann, ziehen sich die Tiere im Winter an die eisfreien Ränder der Arktis zurück. Die Bartrobbe (*Erignathus barbatus*), die häufig sympatrisch mit *Phoca hispida* auftritt, wird wegen ihres Felles sehr stark bejagt.

5.2.9 Die Orealen Biome

Die orealen Biome liegen oberhalb der geschlossenen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde. Ihre höhenzonale Anordnung folgt einer vertikalen Klimaabfolge. Mit zunehmender Höhe wird die Luft im allgemeinen kälter, reiner, dünner und absolut gesehen trockener, während Insolation und Windgeschwindigkeit zunehmen. Niveau (= Höhenlage) und Reliefeffekte (= Sonnen- und Schattenseite, Luv und Lee) führen jedoch dazu, daß im Oreal keineswegs einheitliche klimatische Bedingungen herrschen. Ihre wechselseitige Durchdringung führt häufig zu mosaikartigen Verbreitungsbildern der hier vorkommenden Taxa. Aus dem Nebeneinandervorkommen ganz verschiedener Vegetationstypen lassen sich oberhalb der Waldgrenze große, eng nebeneinander auftretende klimatische Gegensätze ableiten, die oft auf Reliefunterschiede zurückgeführt werden können.

Die Globalstrahlung ist bei Sonnenaufgang im Oreal meist doppelt so intensiv wie in der Niederung. Die Globalstrahlungsmaxima im Juni, Juli und August werden im Oreal meist um die Mittagszeit überschritten (über 2,2 $cal/cm^2/min.$; Solarkonstante = 1,94 $cal/cm^2/min$ im Juli und 2,06 $cal/cm^2/min$ im Januar). Zwischen

besonnten und beschatteten Stellen ist deshalb im Oreal immer ein viel größerer Strahlungsunterschied vorhanden als im Flachland. Bei aufgelockerter, heller Bewölkung kann es durch Sonnenstrahlung über eine hohe „Wolkenstrahlung" oft zu Strahlungsintensitäten kommen, welche selbst extraterrestrische Intensitäten übertreffen. Im Gebirge ist die Intensität der senkrecht auffallenden Sonnenstrahlung wesentlich größer, gleichzeitig aber im Tages- und Jahresgang viel ausgeglichener als im Flachland.

In der schneefreien Vegetationszeit nähern sich die durchschnittlichen Zirkumglobalstrahlungssummen (= auf einen kugelförmigen Empfänger von der Sonne, vom Himmel, vom reflektierenden Untergrund u.a. auftreffende Strahlung) der Niederung und des Oreals einander an, in den Gletscherregionen (hohe Zirkumglobalstrahlung) liegt sie jedoch ganzjährig meist wesentlich höher. Gleiches gilt für die Intensität der Ultraviolettstrahlung, die für zahlreiche Lebensprozesse von entscheidender Bedeutung ist.

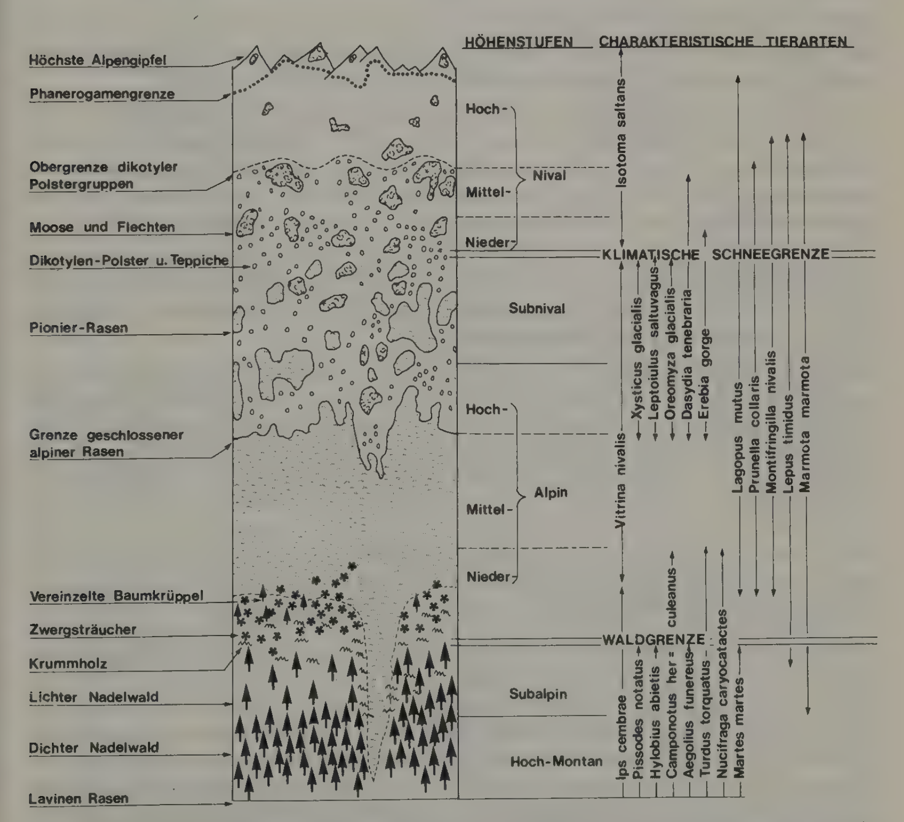


Abb. 93 Schematische Gliederung der orealen Biome in den Alpen. Vertikale Gliederung der Vegetation

Die mit zunehmender Höhe im Sommer feststellbare Temperaturabnahme wird durch unterschiedliche Reliefeffekte und Wetterunterschiede modifiziert (u.a. Gebirgswände wirken als „Heizflächen").

Im Alpenvorland werden mittlere Jahrestemperaturen von 8° bis 10° C, in 2000 m Höhe der Alpen von 0° und in 3000 m Höhe von −6°C verzeichnet. Oberhalb von 2000 Metern treten keine Sommertage mit Tagesmaxima über 25° C mehr auf. Die Zahl der Frosttage steigt von 100 in der Niederung auf 300 Tage in 3000 m Höhe. Die Bodentemperaturen nehmen jedoch mit zunehmender Höhe langsamer ab, und der Boden ist im Oreal im Jahresmittel wesentlich wärmer als die Luft, oberhalb von 2800 m immer naß oder eis- und schneebedeckt.

Mit der Höhe nehmen die Niederschläge zu, doch spielen auch hierbei die Orographie und topographische Lage des Raumes eine entscheidende Rolle. Das alpine Ötztal und das Tessin besitzen, obwohl auf annähernd gleicher Höhe (≈ 700 m) gelegen, mit 700 bzw. 1800 mm extrem unterschiedliche Niederschlagsbedingungen.

In den Zentralalpen wird bei 3200 Metern die klimatische Schneegrenze erreicht, jene Zone, in der die Winterschneedecke auf ebener Fläche nicht mehr geschmolzen wird. Am Alpennordrand liegt diese Grenze bei 2400 bis 2700 m.

Von besonderer Bedeutung sind Lokalwinde (Tal-, Hang- und Bergwinde), die in den Alpen horizontale Reichweiten von über 200 Kilometern und vertikale Mächtigkeiten bis zu zwei Kilometern erreichen können. Windempfindliche Pflanzenarten [z.B. die zu den Ericaceen gehörenden Alpenrosen *Rhododendron hirsutum* (kalkliebend) und *Rhododendron ferrugineum* (kalkmeidend)] meiden die am stärksten vom Wind betroffenen Flächen. Im Windschatten von Geländerippen, in Kaltluftlöchern und in Tallagen halten sich Schneeansammlungen (Schneetälchen) oft über die Vegetationsperiode hinweg und zeichnen sich durch eine charakteristische Tier- und Pflanzenwelt aus.

Das Zusammenspiel zwischen Sonnenstrahlung, Wind und Gebirgsrelief steuert im Oreal den Wärme- und Wasserhaushalt des Bodens und bestimmt damit die Vegetation und die Fauna. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß gerade das Oreal bereits frühzeitig zahlreiche Wissenschaftler angezogen hat, die sich die auf kurzem Raum vollziehende rasche vertikale Wandlung zum Untersuchungsgegenstand wählten.

Bereits Leonardo da Vinci (1452–1519) teilte nicht mehr den Horror seiner Zeitgenossen gegenüber dem Gebirge und erkundete im Monte-Rosa-Gebiet die vertikale Gliederung bis zur Schneegrenze mit ihrer spezifischen Organismenwelt. Conrad Gessner (1516–1565), der „deutsche Plinius", beschrieb die alpinen Pflanzen und Tiere, und seine Gedanken über die Kausalität ihrer vertikalen Verbreitung können als erster Versuch einer klimatischen Höhengliederung der Alpen bezeichnet werden. Lescuse (1526–1609), der sich besonders mit der südfranzösischen Pflanzenwelt beschäftigte, beschrieb 100 Jahre vor Albrecht Haller (1708–1777) die physiognomischen Besonderheiten alpiner Pflanzen. Josias Simler (1530–1576) veröffentlichte 1574 die erste geographische Monographie der Alpen und widmete das letzte Kapitel darin der alpinen Tierwelt. In Hallers Werken über die Pflanzen der Schweiz wird besonders deutlich die klimatisch bedingte, vertikale Gliederung der alpinen Vegetation beschrieben, deren Höhengrenzen von Saussure (1740–1799) vermessen

wurden. Der 1827 verstorbene Biogeograph RAMOND gliederte zur gleichen Zeit die Pyrenäen nach der vertikalen Abfolge der Pflanzen, und SOULAVIE (1752–1813) definierte das „Alpenpflanzenklima".

Multifaktorielle ökologische Bedingungen kennzeichnen das Oreal und damit auch eine für die Abgrenzung dieses Bioms wichtige Zone, die Waldgrenze. Entsprechend der Tatsache, daß in fast allen Hochgebirgen der Erde die Waldgrenze vielfältigen anthropogenen und lokalen Einflüssen unterworfen ist, müssen aktuelle und potentielle Waldgrenze nicht übereinstimmen. Die potentielle Waldgrenze markiert den Übergang von der subalpinen zur niederalpinen Stufe (innerhalb der alpinen Stufe), in der vereinzelt noch Baumkrüppel auftreten können, die jedoch durch Zwergsträucher gekennzeichnet werden kann und zu den geschlossenen alpinen Rasen überleitet.

Vergleich der aktuellen und potentiellen Waldgrenze in den Alpen

Station	Höhe	Aktuelle Waldgrenze	Potentielle Waldgrenze
Arosa	1865	1980	2250
Schatzalp	1872	2000	2287
Julier-Hospiz	2237	2050	2237
St. Moritz	1853	2120	2299
Bernina-Hospiz	2258	2180	2381
La Rosa	1873	2070	2243

Der Übergang vom Wald zum offenen Gelände der Matten und Dikotylen-Polster stellt zoogeographisch einen entscheidenden Übergang dar. Zwar gibt es zahlreiche Flachland-Arten, die aufgrund einer großen ökologischen Valenz weit ins Oreal vorstoßen können, doch erfordert das Überleben im Oreal zahlreiche physiologische Anpassungen. In den Alpen kommen noch oberhalb der Waldgrenze die Ringelwürmer *Dendrobaena octaedra* (bis 3500 m), *Lumbricus rubellus* (bis 3000 m) und *Octolasium lacteum* (bis 3000 m) und die Schnecken *Ariantha arbustorum* (bis 3000 m) und *Pyramidula rupestris* (auf Kalkfelsen bis 3000 m) vor. Wolfsspinnen (Lycosidae) werden noch in 4300 m nachgewiesen. Der Afterskorpion *Obisium jugorum* (bis 3000 m), die Hundertfüßler *Lithobius forficatus* und *L. lucifugus* (über 2500 m), der Felsenspringer *Machilis tirolensis* (bis 3800 m), die Heuschrecken *Gomphocerus sibiricus* und *Decticus verrucivorus* (bis 2600 m), der Sandlaufkäfer *Cicindela gallica* (bis 2700 m), die Carabiden *Nebria gyllenhali* und *Trechus glacialis* (bis 3500 m) und der Eis-Kolbenwasserkäfer *Helophorus glacialis* (in Schneetümpeln bis 3200 m) erreichen im alpinen Oreal Höhen von über 2500 m. Gleiches gilt für den Blattkäfer *Chrysochloa gloriosa*, die Hummeln *Bombus alpinus* und *Bombus lapponicus*, den Schneefloh *Boreus hiemalis* (bis 3800 m), die Florfliege *Chrysopa vulgaris*, den Spanner *Psodos alticolaria*, das Taubenschwänzchen *Macroglossum stellatarum*, den Alpensalamander *Salamandra atra*, den Alpenmolch *Triturus alpestris*, den Grasfrosch *Rana temporaria*, die Bergeidechse *Lacerta vivipara* (bis 3000 m), die Kreuzotter *Vipera berus* (auf Südhängen

bis 3000 m), die Fledermaus *Pipistrellus savii* und die Wasserspitzmaus *Neomys fodiens.* Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß sie auch wesentlich tiefer vorkommen, teilweise bis zum Meeresniveau.
Daneben treten im alpinen Oreal die streng an diese Zone gebundenen Arten auf. Die Schnee-Glasschnecke *Vitrina nivalis*, die Gletscher-Krabbenspinne *Xysticus glacialis*, der Tausendfüßler der nördlichen Kalkalpen *Leptoiulus saltuvagus*, der Hochgebirgsschnurfüßler *Hypsoiulus alpivagus* und die Alpenschnake *Oreomyza glacialis* gehören ebenso zu dieser Faunengesellschaft wie der Spanner *Dasydia tenebraria*, die Eulen *Anarta nigrita* und *Agrotis fatidica*, der Alpenapollo *Parnassius phoebus*, der Ringelspinner *Malacosoma alpicola*, der Scheckenfalter *Melitaea asteria*, der Bläuling *Albulina orbitulus*, der Mohrenfalter *Erebia gorge* und der auch am Großglockner bis in 3000 Meter Höhe fliegende Eis-Mohrenfalter *Erebia pluto.* Unter den Wirbeltieren sind besonders auffallend das Alpenschneehuhn *Lagopus mutus*, der auf kurzrasigen Matten besonders in den Ost-Alpen vorkommende Mornellregenpfeifer *Charadrius morinellus*, der Schneefink *Montifringilla nivalis*, der Alpenschneehase *Lepus timidus*, die Schneemaus *Microtus nivalis*, das Murmeltier *Marmota marmota* und die an die Felsregion angepaßten Gemsen (*Rupicapra rupicapra*) und Alpensteinböcke (*Capra ibex*).

Entsprechend ihrer inselhaften Verbreitung und isolierten Lage sind die orealen Biome im Gegensatz zum Tundrenbiom keine geschlossene genetische Einheit. Mannigfaltige ökologische Unterschiede und eine keineswegs für das gesamte Oreal einheitliche Geschichte schufen mosaikartig verbreitete Differenzierungszentren. Es verwundert deshalb nicht, daß selbst das alpine Oreal keineswegs als geschlossene Einheit angesehen werden kann. Das wird u. a. verdeutlicht durch die allopatrischen Verbreitungsbilder der Laufkäfer *Nebria bremii, Nebria atrata* und *Nebria fasciatopunctata. Nebria bremii* ist eine hochalpine, meist in der Nähe sommerlicher Schneeflecken lebende Art, die in den Alpen westlich von Innsbruck angetroffen werden kann. Die ökologisch verwandte *Nebria atrata* fehlt hier vollkommen. Sie tritt in den Hohen Tauern nach Osten bis zu den Rottenmanner Tauern auf und bleibt südlich der Salzach und der Enns. Die auch in tieferen Lagen auftretende *Nebria fasciatopunctata* lebt in den Ausläufern der Südöstlichen Alpen zwischen Friesach im Nordwesten und Cilli (Jugoslawien) im Südosten. Ein Endemit der Zentralalpen ist der Schmetterling *Arctia cervini*, während die Käfer *Amara spectabilis* und *Amara alpestris* Endemiten der südlichen Kalkalpen sind und die turmförmige Schnecke *Cylindrus obtusus* in den Kalkbergen der Ostalpen ihr Verbreitungszentrum besitzt (lokal auch auf kalkreichen Gesteinen der Zentralalpen). Auch die Verbreitungsgebiete der Rüsselkäfer *Otiorhynchus foraminosus* (westlicher Teil der Ostalpen) und *Otiorrhynchus auricapillus* (östlicher Teil der Ostalpen), die fast allopatrisch verbreitet sind, verdeutlichen die starke Differenzierung des alpinen Oreals.

Mehrere Käferarten sind endemisch für isolierte Gebirgsblöcke. Im äußersten Osten der Zentralalpen kommen die Laufkäfer *Nebria schusteri, Trechus grandis* und *Trechus regularis* nur auf der Koralpe vor. Auch bei Pflanzen finden sich zahlreiche Parallelbeispiele. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Endemitenreichtum besonders der flügellosen Gebirgsendemiten, der Höhlenbewohner und

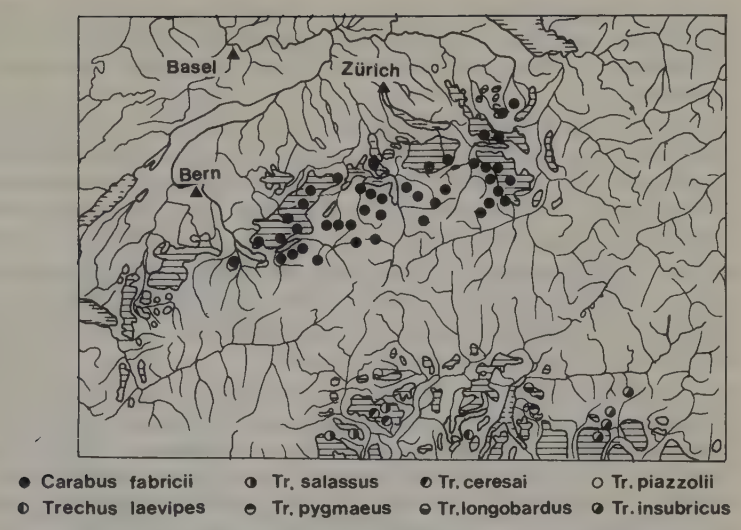


Abb. 94 Verbreitungskoinzidenzen zwischen Laufkäfer-Endemiten und den „Massifs de refuge" (schraffiert) der südlichen Zentralalpen (nach HOLDHAUS 1954)

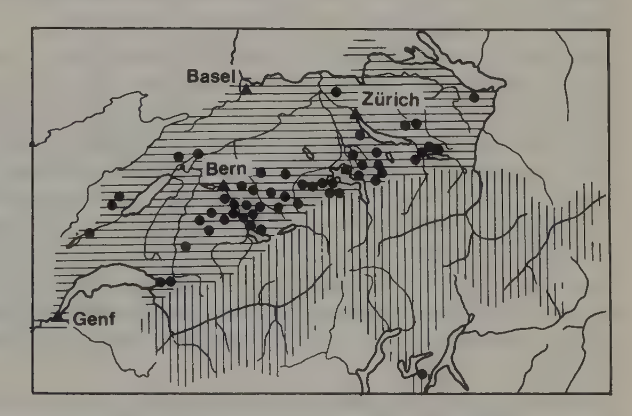
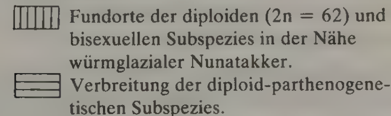


Abb. 95 Verbreitung der Genom-Rassen der Psychide *Solenobia triquetrella* in der Schweiz (nach DE LATTIN 1967).
Es bedeuten:



Fundorte der diploiden (2n = 62) und bisexuellen Subspezies in der Nähe würmglazialer Nunatakker.

Verbreitung der diploid-parthenogenetischen Subspezies.

Verbreitung der tetraploid-parthenogenetischen Subspezies

der terricolen Blindkäfer zunimmt, je stärker wir uns den vergletscherten Grenzräumen der Süd- und Ostalpen nähern. Bei manchen dieser Arten muß angenommen werden, daß ihre Areale plesiochor zum würmglazialen Verbreitungsgebiet sind.

Die zahlreichen heute in den Höhlen des Dobratsch (südwestlich von Villach) vorkommenden echten Höhlentiere haben vermutlich am Standort das Würmglazial überlebt. Die eigentlichen Höhlenkäfer erreichen ihre größte Speziesdiversität in Österreich in den Karawanken. Nur wenige Höhlencarabiden wurden bisher nördlich von Drau und Gail angetroffen. Das gilt auch für die terricolen Blindkäfer.

Stenöke Gebirgsendemiten (incl. Höhlenbewohner) und subterrane Blindkäfer spiegeln infolge ihrer Flügellosigkeit und ihrer Empfindlichkeit gegen Trockenheit und hohe Temperaturen in ihren Verbreitungsgebieten meist plesiochore Strukturen zu ihren würmglazialen Arealen wider.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen des Oreals zur Tundra sind keinswegs überall gegeben, so daß eine Zusammenfassung der Fauna des Oreals und Tundrals zum Oreotundral dem gegenwärtigen Bearbeitungsstand nicht mehr entspricht. Das gilt vor allem für die mediterranen Hochgebirge, die Anden, die Hochgebirge Afrikas, den Himalaya und das Oreal von Neuguinea. Klimatisch unterscheidet sich das Oreal tropischer und gemäßigter Breiten ebenfalls erheblich. Das tropische Oreal ist auch in den höchsten Gipfelregionen ein Tageszeitenklima. Temperaturbedingte Jahreszeiten fehlen, und die Temperaturextreme wiederholen sich alle 24 Stunden. Bis zur Wolkenstufe nehmen die Niederschläge in den tropischen Gebirgen im allgemeinen zu, darüber meist rasch ab.

Vergleicht man die arktische Tundra mit dem alpinen Oreal, so treffen wir auf weitere auffallende ökologische Unterschiede, die eine Zusammenfassung von Tundra und Oreal zum Oreotundral nur aus historisch-biogeographischen Gründen berechtigt erscheinen lassen. Die Unterschiede in der Artenzusammensetzung und im Artenreichtum sind in beiden Biomen verschieden. Zwar verringert sich auch im Oreal mit zunehmender Höhe ebenfalls der Artenreichtum – analog den Verhältnissen mit zunehmender geographischer Breite –, doch liegt er immer über jenem des Tundrals. Auch spezifische Fortpflanzungsmodi (u. a. Viviparie) lassen Analogien zwischen Tundral und Oreal zu. Für die Sackträgermotte *Solenobia triquetrella* ist Parthenogenese im Zusammenhang mit Polyploidie in den Schweizer Alpen nachgewiesen. Ähnliche Verhältnisse treten auch in der Rüsselkäfergattung *Otiorrhynchus* auf.

Remmert (1972), der die Tundra von Spitzbergen untersuchte, konnte zeigen, daß Arten, die zu den wichtigsten Primärzersetzern in den gemäßigten und tropischen Breiten gehören (u. a. Diplopoden, Asseln, Schnecken), im Gegensatz zu den Alpen, wo sie über 40 % der Zoomasse repräsentieren, nur 1 % der gesamten Zoomasse des Tundrals darstellen.

Die genetischen Beziehungen zwischen eurasiatischen Tundren und den orealen Biomen besitzen in vielen Fällen historische Ursachen. Gegenwärtig gibt es zahlreiche Arten, die ein disjunktes Areal besitzen, wobei eine Populationsgruppe zum Tundral, die andere zum Oreal gehört. In einigen Fällen läßt sich zeigen, daß



Abb. 96 Verbreitungstypen andiner Vogelarten der Gattung *Diglossa* (nach VUILLEUMIER 1972)

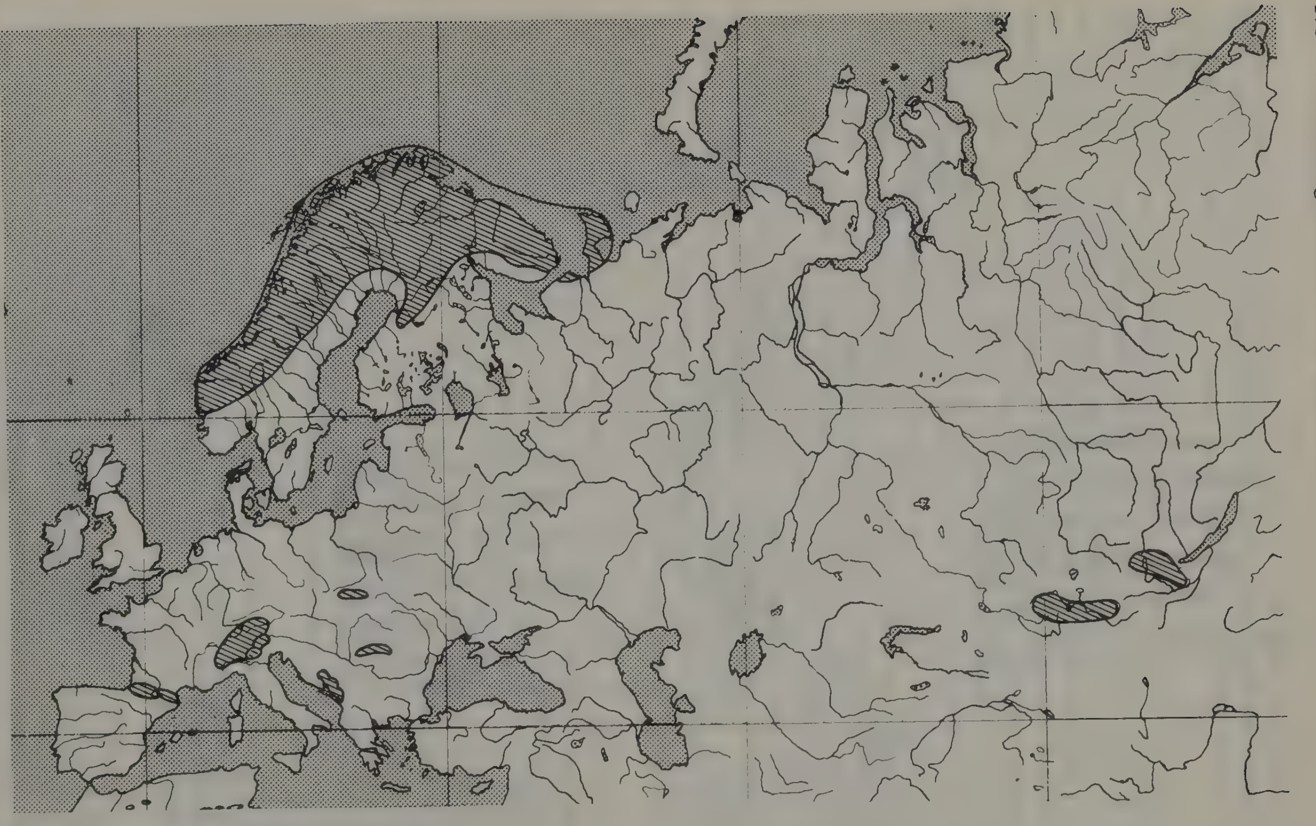


Abb. 97 Arktoalpines Areal von *Erebia pandrose*

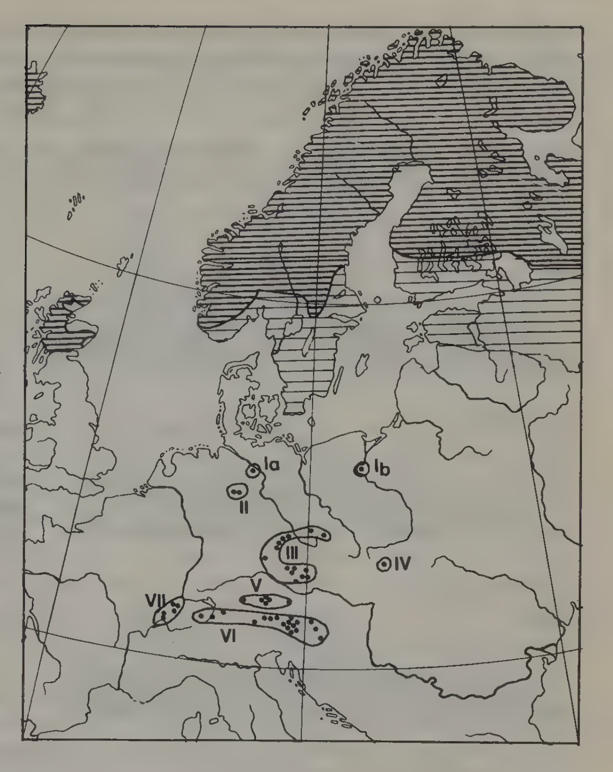


Abb. 98
Westeuropäisches Verbreitungsgebiet der Zwergbirke, *Betula nana* (nach BACHMAIER 1966).
Es bedeuten:
eng schraffiert = geschlossenes Areal;
weit schraffiert = häufige Einzelvorkommen
punktiert = Reliktstandorte in
I = Norddeutsche Tiefebene
II = Harz
III = Randgebirge des Böhmischen Beckens
IV = Karparten
V = Bayerisches Alpenvorland
IV = Alpen
VII = Schweizer Hochjura

Arten des europäischen Oreals und Tundrals während des Würmglazials in Mitteleuropa lebten, wo es zur Ausbildung einer eiszeitlichen Mischfauna kommen konnte. Reste dieser „Glazialen Mischfauna" erhielten sich in seltenen Fällen an kühlen Stellen der Mittelgebirge oder verschwanden nach Wiedererwärmung völlig. Gleiches gilt naturgemäß auch für die Vegetation. Die rezent in Skandinavien und dem Oreal der Alpen und Abruzzen besonders auf Kalk weitverbreitete Silberwurz *Dryas octopetala* kommt im Würm im Flachland Mitteleuropas vor (Dryas-Zeit). Die im Postglazial entstandenen Arealzersplitterungen werden als arktoalpine Arealdisjunktionen bezeichnet. Ein besonders schönes Beispiel für diesen Disjunktionstyp stellt die Schneehühner-Verwandtschaftsgruppe (*Lagopus mutus*) dar. Bereits DARWIN vermutete, daß der arktoalpine Verbreitungstyp durch Arealverschiebungen während des Würmglazials zustande gekommen sein mußte. Dort, wo die disjungierten Populationen sub- oder semispezifisch differenziert sind, dürfte dieser Entstehungsmodus im allgemeinen auch zutreffen.

Bis in die jüngste Zeit wurde der arktoalpine Verbreitungstyp mit dem boreoalpinen, der bei mitteleuropäischen Waldarten auftritt, verwechselt. Boreoalpine Arten unterscheiden sich von den arktoalpinen durch ihr Nord- und Alpines Areal,

das nicht den Tundren-, sondern den borealen Nadelwaldgürtel umfaßt. Beispiele hierfür sind der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) und die Ringdrossel (alpine Rasse *Turdus torquatus alpestris*), die beide jedoch auch auf Almwiesen angetroffen werden können, ihre Nester aber fast immer auf Nadelbäumen anlegen.

Aus der zeitlichen Abfolge der würm- und postglazialen Biomverschiebungen kann geschlossen werden, daß die boreoalpine Disjunktion jünger ist als die arktoalpine.

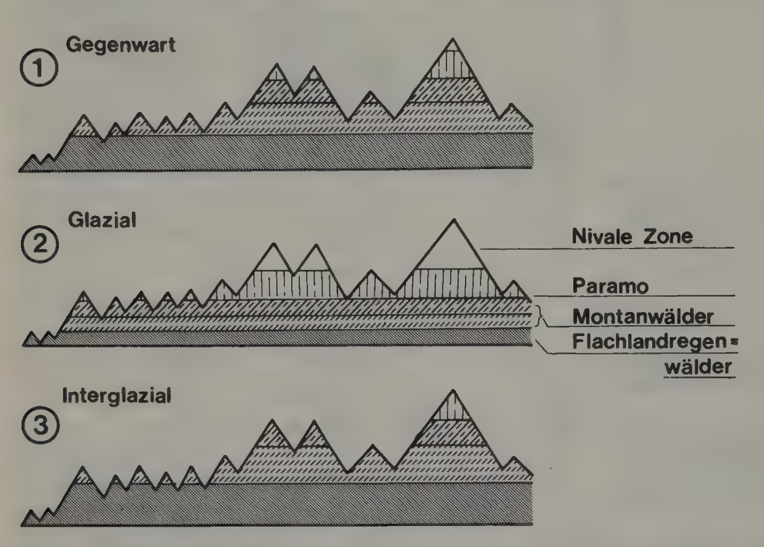


Abb. 99 Vertikale Verschiebungen der Vegetationszonen der Nordanden während Glazial- und Interglazialzeiten (nach Haffner 1974)

Eine basimontane Verschiebung der orealen Biome läßt sich im Würmglazial weltweit nachweisen. Zahlreiche pollenanalytische und geomorphologische Befunde belegen diesen Vorgang ebenso wie die Nachweise pleistozäner Schneegrenzen-Depressionen. Im Kilimandscharo wird mit einer Depression der Schneegrenze um 1300 m, in den Anden um 1400 m, in der Bismarck-Kette von Neu-Guinea um 1000 m und auf dem Mt. Kenia um 1100 m gerechnet. Während sie in den Transsylvanischen Alpen noch 1900 m, in der Hohen Tatra um 1600 m und im Riesengebirge etwa 1200 m betrug, liegen die Werte im Schwarzwald bei 900 m und auf den Britischen Inseln bei 600 m.

5.3 In die Biome integrierte Ökosysteme

5.3.1 Seen

Wie jedes terrestrische Ökosystem, so besitzt auch ein See eine spezifische Struktur und Funktion (Overbeck 1972, 1974). Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß es

ein Limnologe, nämlich WOLTERECK (1928) war, der erstmals am Beispiel eines Sees und dessen Fauna von „Ökologischen Gestaltsystemen" sprach und damit inhaltlich das formulierte, was später von TANSLEY (1935) auf die terminologische Form „Ökosystem" gebracht wurde.

Im Wasser gelöste Substanzen, physikalische Faktoren und die Biomasse stehen im See in komplizierten Wechselbeziehungen. Es versteht sich von selbst, daß diese wiederum gesteuert werden von der jeweiligen geographischen Lage. Deshalb ist eine Untergliederung in Seen im Polarbereich (Oberfläche während mehrerer Monate zugefroren; wärmstes Wasser in der Tiefe), Warmwasser-Seen der Tropen und Subtropen und Seen der gemäßigten Breiten berechtigt, doch sollte man sich bewußt bleiben, daß damit regionale Besonderheiten nicht erfaßt werden können.

5.3.1.1 Seetypen. Nach dem Gehalt an Schwebstoffen (vor allem Huminsäuren) lassen sich die stehenden Gewässer auch in Dystrophe oder Braunwasser-Seen (hoher Huminstoffgehalt) mit geringer Sichttiefe (z. B. Moorgewässer) und in Klarwasserseen (wenig Trübungssubstanzen) untergliedern. Eine Differenzierung einzelner Seetypen läßt sich nach der jeweiligen Jahresperiodik ihrer Struktur umfassender vornehmen.

Die obersten Wasserschichten sind im allgemeinen ausreichend mit Sauerstoff versorgt (Epilimnion) und weisen durch die ständige Umwälzung eine gleichmäßige Temperaturschichtung auf. Im daruntergelegenen Metalimnion (= Sprungschicht) sinkt die Temperatur rasch ab und nähert sich in der Tiefenzone der Seen (= Hypolimnion) der 4°-Wassertemperaturlinie, bei der das Wasser sein höchstes spezifisches Gewicht besitzt. Diese Schichtung kann in holomiktischen Seen durch eine Frühjahrs- und Herbst-Vollzirkulation (dimiktische Seen) kurzfristig (durch Vermischung des Oberflächen- und Tiefenwassers) zerstört werden. Meromiktische Seen besitzen keine Volldurchmischung, was in vielen Fällen auf ein unterschiedliches spezifisches Gewicht der einzelnen Wasserschichten zurückgeführt werden kann. An diese Dynamik sind pelagiale (d. h. im freien offenen Wasser lebende) Organismen (autotrophe Algen, heterotrophe Makro- und Mikrokonsumenten) ebenso gebunden wie benthale Makrophyten und die Bakterien, von denen ein erheblicher Teil der Sekundärproduktion geliefert wird.

Zur Zeit der sommerlichen Wasserschichtung wird in mitteleuropäischen Seen das im Epilimnion vorhandene Phosphat meist aufgebraucht. Eine „Regeneration" des Phosphatspiegels aus dem phosphatreicheren Hypolimnion wird durch die Sprungschicht in kleineren Seen unterbunden und kann erst mit einsetzender Vollzirkulation im Winter nachgeliefert werden. Die Phosphatanreicherung im Hypolimnion ist darauf zurückzuführen, daß das im sauerstoffreichen Teil des Sees als kolloidales $Fe(OH)_3$ vorkommende Eisen den anorganischen Phosphor bindet (OVERBECK 1972) und ihn durch Absinken ins sauerstoffarme Hypolimnion transportiert. Durch Reduktion des Eisens bzw. häufiger Eisensulfid-Bildung wird die Bindung wieder aufgehoben und der Phosphor freigesetzt. Diesen Mechanismus macht man sich bei der biologischen Gewässerreinigung dadurch zunutze, daß man durch Zusatz von Eisensalzen in der sogenannten dritten Reinigungsstufe annähernd

90 % der gelösten Phosphate aus dem Abwasser entfernt. Der Phosphatgehalt steuert entscheidend die Planktonentwicklung eines Sees, und da er vom Grad der Adsorption an Fe $(OH)_3$ bestimmt wird, hängt er eng mit den Sauerstoffverhältnissen eines Sees zusammen. Im Hypolimnion, das während des ganzen Jahres ein Sauerstoffdefizit aufweist, wird bei der sommerlichen Schichtung der Sauerstoff meist völlig verbraucht. Korreliert hierzu tritt im gleichen Bereich eine verstärkte Schwefelwasserstoffproduktion auf. Da H_2S durch bakterielle Photosynthese verbraucht wird, zeigt die Schwefelwasserstoffschichtung eines Sees einen vertikalen Tag-Nacht-Rhythmus.

Der Phosphat-, Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffspiegel zeigen, wie entscheidend die Struktur eines Sees von Stoffwechselprozessen gesteuert wird. Die biologische Produktivität kann jedoch in den einzelnen Seen sehr unterschiedlich sein. Von außen eingetragenes Material (allochthones Material, z. B. Blattstreu eines nahegelegenen Waldes) beeinflußt die Nahrungsverhältnisse.

Durch Erhöhung des belebten Anteils im Epilimnion kann es zu einer lebhaften Abbautätigkeit der Bodenorganismen und damit zu Sauerstoffmangel und Schlammbildung kommen, wie sie charakteristisch sind für eutrophe Seen (gekennzeichnet durch die Zuckmücke *Chironomus*, deshalb *Chironomus*-Seen benannt).

Oligotrophe Seen (gekennzeichnet durch die Zuckmücke *Tanytarsus*, daher *Tanytarsus*-Seen) besitzen dagegen eine geringere Biomassenproduktion und damit geringere Schlammablagerungen und ausreichendere Sauerstoffversorgung des Hypolimnion. In flachen Seen ist die Gefahr der Eutrophierung durch Einleitung von Sielgewässern besonders hoch, was zum „Umkippen" eines Gewässers führen kann.

5.3.1.2 Der Bodensee. Der Bodensee war früher ein typischer *Tanytarsus*-See. Die auffälligsten Veränderungen des Bodensees in den letzten Jahrzehnten verlaufen korreliert zur Erhöhung seines Phosphatgehaltes, einer Steigerung seiner Planktonproduktion und einer durch den Abbau dieser Planktonmenge gestiegenen Sauerstoffzehrung in und unterhalb der Sprungschicht.

Untersuchungen über die Intensität der Produktion organischer Substanz durch das pflanzliche Plankton mittels radioaktiven Kohlenstoffs ergaben, daß das Produktionsmaximum bei hellem Wetter meist in 1 bis 2 m Tiefe lag und daß der größte Teil der organischen Substanz in den oberen 5 m des Sees produziert wird. Die Gesamtproduktion pro Oberflächeneinheit übertrifft die Werte der oligotrophen Seen und reicht an eutrophe Seen heran. Die Winterproduktion organischer Substanzen wird durch die Zirkulation der Wassermassen gehemmt, erreichte aber z. B. im Winter 1963 unter dem Eis fast die Sommerwerte. Die gesamte Jahresproduktion an lebender Substanz beträgt am Bodensee ca. 2 Millionen Tonnen, die bei vollständigem Abbau etwa 130 000 Tonnen Sauerstoff verbrauchen (nach Elster; Bodenseeprojekt 1968).

Der Bodensee befindet sich augenblicklich in einem labilen Übergangsstadium zwischen einem nährstoff- und produktionsarmen oligotrophen Seetyp und einem nährstoff- und produktionsreichen eutrophen Seetyp. Seine zunehmende Ver-

schmutzung liegt in der Belastung mit ungeklärten oder nur teilweise gereinigten Abwässern. Die Abwässer aus Haushalten, Landwirtschafts- und Industriebetrieben mit ihren Phosphat- und Stickstoffverbindungen regen die Algen zu übermäßigem Wachstum an und überdüngen das Wasser. Sterben die Algen ab, benötigen sie zu ihrer mikrobiologischen Zersetzung Sauerstoff, den sie dem Wasser entziehen und damit zu einer allmählichen Sauerstoffverarmung beitragen. Bei Sauerstoffdefizit ist jedoch die biologische Selbstreinigung eingeschränkt. Zersetzungsvorgänge im Wasser verlaufen dann anaerob ohne Sauerstoff, und Stoffe wie Schwefelwasserstoff, Ammoniak und Methan reichern sich an. Aus Ufergemeinden des Bodensees stammen allein von 36000 t sauerstoffzehrender organischer Gesamtsubstanz rund 21 %, an Stickstoff 9 % (17900 t Gesamtstickstoff), an Phosphor 20 % (1750 t Gesamtphosphor). 12640 t Stickstoff, d.h. 74 % des Gesamtstickstoffgehaltes, sowie 650 t Phosphor (37 % des Gesamtphosphorgehaltes) der Zuflüsse entfallen auf Ausschwemmungen von Düngemitteln aus landwirtschaftlich genutzten Gebieten. Bei einem Gesamtphosphorangebot von 1750 t stammen 63 % der Abwässer aus Ufergemeinden und Zuflüssen. Vergleichen wir diese Zahlen mit dem Gütebild des Bodensees, so erscheint die geringe Wasserqualität des Sees an Flußzuflüssen, Industriestandorten und Städten verständlich.

Durchschnittliche Ammonium-, Nitrat- und Phosphat-Konzentrationen der Bodenseezuflüsse (1962 und 1963)

	m^3/sec	Ammonium-N	Nitrat-N	Phosphat-P
Neuer und Alter Rhein, Bregenzer Ach und Argen	313	3,8 t/Tag 140 mg/m^3	14 t/ Tag 520 mg/m^3	0,32 t/Tag 12 mg/m^3
Übrige Zuflüsse	30	1,6 t/Tag 600 mg/m^3	2,3 t/Tag 900 mg/m^3	0,39 t/Tag 150 mg/m^3
Sämtliche Zuflüsse	343	5,4 t/Tag 180 mg/m^3	16,3 t/ Tag 550 mg/m^3	0,71 t/Tag 24 mg/m^3

Untersuchungen des durchfeuchteten Porenraumes im Ufersand des Bodensees ergaben eine weitere Verschlechterung der physikalischen, chemischen und biologischen Verhältnisse in den eutrophierten Uferpartien.

Entsprechend der Hemmung oder Förderung der Existenzmöglichkeit von Turbellarienarten durch den Sauerstoffgehalt des Wassers sind die Lebensräume des Mesopsammon im Bodensee aufgrund von Faulschlammbildung fast frei von Turbellarien. Individuendichte und Artenzusammensetzung der Tubificidenpopulationen sind von Wassertiefe, Intensität des Sinkstoffnachschubs, von Art und spezifischer Wirksamkeit der sedimentierbaren Stoffe abhängig. In der Uferzone bis etwa 30 m Tiefe überwiegen die Arten der Gattung *Euilyodrilus* und *Limnodrilus*, in Tiefen von 60 bis 90 m herrscht die Art *Tubifex tubifex* vor. Mit zunehmender Sedimentation von organisch-fäulnisfähigen Stoffen verschiebt sich das Besiedlungsmaximum zur Seetiefe hin. Die *Euilyodrilus*- und *Limnodrilus*-Ar-

ten wandern um 40 m, *Tubifex tubifex* stellenweise um mehr als 100 m tiefer als ihrem Tiefenbezirk im Bodensee entspricht. Im Sedimentationsraum von überwiegend häuslichem Abwasser entwickeln sich in erster Linie die Arten der Gattungen *Euilyodrilus* und *Limnodrilus*, bei Zufuhr von Industrieabwässern gewinnt an den gleichen Stellen *Tubifex tubifex* den Vorrang.

5.3.1.3 Die Geschichte der Seen. Die Lebensdauer der meisten stehenden Gewässer erstreckt sich nur selten über eine längere geologische Zeitspanne. Ausnahmen stellen der Baikal-, Tanganjika-, Njassa-, Victoria-, Titicaca- und Ochridsee dar, von denen z.B. der Baikalsee seit der Kreide als abgesonderter und auch während der Eiszeiten immer offener Süßwassersee vorhanden war, was zur Ausbildung zahlreicher Endemiten führte (z.B. die Schwammfamilie Lubomirskiidae, die Fischfamilien Comephoridae und Cottocomephoridae, die Schneckenfamilien Baikaliidae und Benedictiidae).

Nach Kozhov (1963) sind von den 652 im Baikalsee vorkommenden Tiergruppen 583 endemisch. Ähnlich wie Inseln oder abgeschiedene Höhlen bieten isolierte Seen als Experimentierfeld der Evolution einen Einblick in entwicklungsgeschichtliche Vorgänge. Der philippinische Lanao-See und die ostafrikanischen Seen mit ihrer artenreichen Fischfauna haben uns hier wesentliche Einsichten vermittelt.

Artenzahl und Endemitenreichtum von Cichliden und anderen Fischen in ost- und zentralafrikanischen Seen (nach Greenwood 1973).

See	Cichliden				andere Fische			
	Arten		Genera		Arten		Genera	
	Total	endem.	Total	endem.	Total	endem.	Total	endem.
Victoria	ca. 170	ca. 164	8	4	38	17	20	1
Tanganjika	126	126	37	33	67	47	29	7
Malawi	ca. 200	ca. 196	23	20	ca. 44	ca. 28	19	0
Albert	10	5	3	0	36	3	21	0
Rudolf	ca. 7	ca. 4	3	0	32	4	22	0
Edward/George	ca. 40	ca. 38	4	0	20	2?	10	0
Nabugabo	10	5	4	0	14	0	11	0

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Limnofauna führen entsprechend der ökologischen Bindung limnischer Organismen und der Geschichte ihres Lebensraumes verständlicherweise oftmals zu anderen regionalen, zoogeographischen Gliederungsvorschlägen, als wir sie bei der terrestrischen Fauna kennen.

Während zahlreiche Seebewohner weltweit vorkommen, sind andere auf einzelne Seen und Seetypen beschränkt (Insel-Verbreitungsmuster). Ein Vertreter des Phytoplanktons *Aphanizomenon flosaquae* ist als Kosmopolit anzusprechen, seine nahe verwandte Art *A. gracile* wurde bisher nur in Nord-, Mittel- und Osteuropa gefunden. Jahreszeitenabhängige Schwankungen der Präsenz der einzelnen Arten (Frühjahrstiere, Herbsttiere u.a.) des phänotypischen Erscheinungsbildes einzelner Populationen (u.a. Zyklomorphosen) und der vertikalen und horizontalen Verbreitung einzelner Individuen und Arten innerhalb eines Sees erschweren zusätzlich eine zoogeographische Gliederung.

Eine sehr wechselvolle Geschichte mit alternierenden limnischen und marinen Stadien durchlief die Ostsee. Ihre postglazialen Entwicklungsphasen werden durch einen Wechsel von Süß- und Salzwasserbedingungen gekennzeichnet und im frühen Postglazial eingeleitet durch einen Eisrandsee, der sich südlich der skandinavischen Eiskalotte aus Schmelzwasser bildete und mit Zurückweichen des Eises nach Norden bis zur Größe der heutigen Ostsee anwuchs. Zwischen 14000 und 8000 v. Chr. entwickelten sich analoge Eisrandseen südlich der Eiskalotten im Bereich der gesamten Holarktis.

Die Besiedlung der nordamerikanischen Eisstauseen erfolgte teilweise von Ostsibirien aus. Die nordamerikanischen Eisstauseen reichten vom St. Lorenz-Strom bis zum Fuß der Rocky Mountains (Saskatchewan).

Im Bereich der Ostsee wurde durch weiteres Zurückweichen des südlichen Eisrandes über den Vänern-, Vättern- und Mälarensee hinweg ein Paß freigegeben, durch den das Süßwasser zum Meer hin abfloß, der Seespiegel auf Meeresniveau gesenkt wurde und zusätzlich eine direkte marine Verbindung über die zentralschwedischen Seen zustande kam, wodurch der Eisrandsee von 7500 bis 7000 v. Chr. zu einem Nebenmeer wurde, das nach seinem marinen Leitfossil *Yoldia* (heute: *Portlandia) arctica Yoldia*-Meer bezeichnet wird. Durch weitere isostatische Hebung Skandinaviens wurde die marine Verbindung wieder unterbrochen, und es bildete sich erneut ein großer Süßwassersee, der von 7000 bis 5000 v. Chr. persistierte und nach seinem Leitfossil *Ancylus fluviatilis*, der Mützenschnecke, die in Mitteleuropa in noch wenig belasteten Bächen der Forellenregion vorkommt, als *Ancylus*-See bezeichnet wird. Ein anhaltender Meeresanstieg, in dessen Verlauf die Belte und der Öresund durchbrachen, schufen eine bis heute vorhandene Verbindung mit der Nordsee, und die Ostsee erhielt wieder salzhaltiges Wasser. Der Salzgehalt lag zunächst höher als rezent, und nach dem Leitfossil, der Schnecke *Litorina litorea*, wird dieses Ostseestadium als *Litorina*-Meer (Klimaoptimum) bezeichnet. Während *Litorina litorea* gegenwärtig auf die westliche Ostsee beschränkt ist, dringen Süßwassertiere wieder in das Brackwasser der mittleren und östlichen Ostsee vor. Nach der vom Süßwasser her eingewanderten Schnecke *Radix peregra* (früher *Limnaea ovata baltica*) wird das heutige Ostseestadium *Limnaea*-Meer genannt.

Die Geschichte der Ostsee, die historische Entwicklung von zahlreichen kleineren binnenländischen Seen und deren gegenwärtige saisonale Schwankungen griffen und greifen tief ein in Nahrungszyklen, Nahrungsketten, Energiekreisläufe, Produktion und Regelmechanismen und steuern damit ein Phänomen, das den Tiergeographen besonders interessiert, nämlich die Verteilungsmuster limnischer Organismen in Raum und Zeit. Das Ökosystem „See“ verdeutlicht damit zugleich, ähnlich wie auch die terrestrischen Ökosysteme, daß wir zur Kenntnis kausaler Zusammenhänge, ohne den Blick auf das Ganze (den See und seine Struktur) zu verlieren, methodisch faßbare Teileinheiten herausgreifen und analysieren müssen.

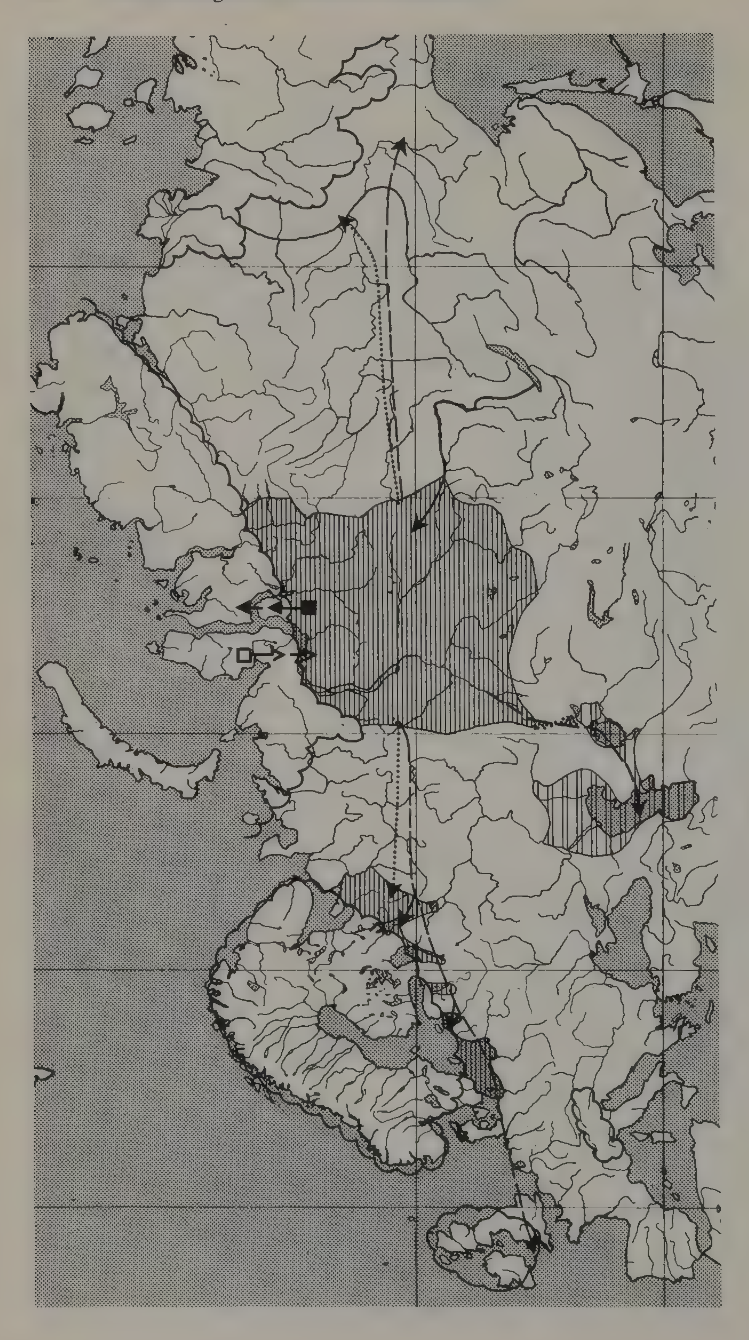
Aus der Kenntnis solcher mosaikartig zusammensetzbarer Teilantworten kann erst Struktur und Funktion von Arealen der limnischen Tierwelt befriedigend in ihrem inneren Zusammenhang begriffen werden.



Abb. 100 Rezente Verbreitung der Muschel *Portlandia* (= *Yoldia*) *arctica*



Abb. 101 Verbreitung der arktischen Assel *Mesidotea entomon*. Reliktvorkommen im Kaspisee und in nordpaläarktischen Süßgewässern (nach Rensch 1950)



5.3.2 Fließgewässer

Fließgewässer sind Durchlaufsysteme, deren Funktion unter natürlichen Bedingungen von ihrer tages- und jahreszeitlich wechselnden Struktur (u.a. Strömungsgeschwindigkeit, Wasserkörpervolumen, Temperatur, Sauerstoffhaushalt, Schwebstoffführung, geologisches und pedologisches Substrat) geprägt wird und deren Geschichte eng mit der Entwicklung der Landschaften, die sie durchfließen, verknüpft ist. Die Wechselbeziehungen zwischen Fließgewässern und umgebendem Festland sind so eng und vielgestaltig, daß genaue Voraussagen über das zukünftige Erscheinungsbild eines Flusses oder Baches oft nur mit multivariaten Rechenmodellen möglich sind (u.a. HERRMANN 1972), die die Erosionsfähigkeit des Flusses, seinen Abfluß, in seinem Einzugsbereich fallende Niederschläge, die vorhandenen Grundwasservorräte, unterschiedliche Nutzungsformen und die Vegetation im Uferbereich berücksichtigen müssen. Durch wechselnde Abtragung und Ablagerung gestaltet das Fließgewässer die Landschaft, bildet unterschiedlich geformte Täler und schiebt in den Ästuarien in oftmals breiten Mündungsdeltas die Landgrenze weit ins Meer vor. Fließgewässer verbinden und gestalten unterschiedliche terrestrische Ökosysteme und fördern damit energetische Austauschvorgänge. Sie können auch als Endglieder im Wirkungsgefüge von Landschaften angesehen werden, das „Flußwasser stellt sozusagen das Exkret einer Landschaft dar“ (SIOLI 1968). Von den in ihm enthaltenen Stoffen lassen sich quantitative Rückschlüsse auf viele Vorgänge im Geschehen der Landschaften ziehen.

5.3.2.1 Der Amazonas. Greifen wir als Beispiel den wasserreichsten Strom der Erde, den mit seinem Ucayali-Apurimac-Quellsystem 6571 km langen Amazonas und seine Nebenflüsse heraus, so lassen sich die engen Wechselbeziehungen zwischen Wasser und Land hier ebenso verdeutlichen wie am Beispiel des Rheins

◀ Abb. 102 Glaziale und postglaziale palaearktische Eisstauseen und ihre Bedeutung für die Verbreitung von „Glazialrelikten“ (nach SEGERSTRALE 1957).
Es bedeuten:
- (Symbol) = Aralokaspischer Binnensee
- (Symbol) = Eiskalotte
- (Symbol) = Eisstauseen
- (Symbol) = Zu verschiedenen Zeiten existierende Verbindung zwischen dem großen westsibirischen Eisstausee und dem aralokaspischen Becken.
- ····➤ = Wanderwege ursprünglich baikalischer Arten
- (Symbol) = Wanderweg zwischen westsibirischem Eisstau- und Baikalsee.
- – – ➤ = Wanderwege ursprünglich mariner Arten
- (Symbol) = Rückwanderung von Tieren des sibirischen Eisstausees ins marine Brackwasser während eines ausklingenden Glazials
- (Symbol) = Abdrängung von Brackwassertieren in den sibirischen Eisstausee bei Eisvorstößen.

oder der Saar. Das Einzugsgebiet des zweitlängsten Stromes der Erde beträgt 7050000 km^2. Seine durchschnittliche Abflußmenge wird im Mündungsgebiet auf 218000 m^3/Sek. geschätzt, was 18% der Wassermenge ausmacht, die alle Fließgewässer den Ozeanen zuführen. Seine mitgeführte Schwebstoffmenge entspricht im Jahr etwa 690×10^{12} Tonnen.

Nach ihrer chemisch-physikalischen Fracht lassen sich drei Fließgewässertypen in Amazonien unterscheiden:

a) Weißwasser (Agua branca) mit lehmgelbem, trübem Wasser mit Sichttiefen zwischen 10 und 50 cm (Beispiel: Rio Solimões);
b) Klarwasser mit klarem und transparentem Wasser von gelbgrüner Färbung und Sichttiefen zwischen 60 cm und 4 m (Beispiel: Rio Tapajoz);
c) Schwarzwasser (Agua preta) mit transparentem, braun bis rotbraun gefärbtem Wasser, dessen Sichttiefen zwischen 1 und 1,5 m variieren (Beispiel: Rio Negro).

Der Gewässerchemismus dieser Flußtypen beruht einerseits auf den unterschiedlich geologisch-mineralogischen, klimatischen und auch topographischen Verhältnissen ihrer Quell- und Einzugsgebiete, andererseits muß er im Zusammenhang mit der Genese der großen südamerikanischen Landschaften gesehen werden. Während die Quellgebiete der Weißwasserflüsse (u. a. Rio Madeira, Rio Solimões, Rio Purus) im andinen Gebirgssystem und anderen jungen Gebirgen bzw. Aufschüttungsebenen liegen, entspringen die Schwarzwasserflüsse in den mit Regenwäldern bedeckten, ausgedehnten Podsol-Gebieten. Elektrolytarme, huminsäurereiche Schwarzwasserflüsse sind außerhalb von Südamerika auch aus Sarawak, dem Kongogebiet und Malaya beschrieben worden. Wegen der Elektrolytarmut der zentralamazonischen Fließgewässer ist es nicht verwunderlich, daß sie zugleich nur durch eine geringe Biomassenproduktion gekennzeichnet werden können. Die bisher vorliegenden Werte variieren sehr stark zwischen den vom Schwarz- und Weißwasser geprägten Flußsystemen. Trotz der relativ guten Nährstoffbedingungen des strömenden Weißwassers ist die Primärproduktion des Phytoplanktons wegen der schlechten Lichtverhältnisse gering. Potamoplankton kann sich nur dort halten, wo die Fließgeschwindigkeit des Flusses erheblich geringer ist als die Vermehrungsgeschwindigkeit der Plankter. Für die elektrolytarmen Gewässer ist es deshalb notwendig, daß ein Energie- und Stofftransport zwischen limnischen und terrestrischen Ökosystemen erfolgt. Überschwemmungen, allochthones Pflanzenmaterial und semiterrestrische Räuber, die sich von Landtieren ernähren können (z. B. Krokodile), können zum Teil diese Funktionen übernehmen. Die Klarwasserflüsse kommen in der Regel aus Räumen mit einer geologisch alten Erdoberfläche sowie ruhigem und stabilem Relief.

Die Geschichte des Amazonas ist zum Verständnis der gegenwärtigen Zusammenhänge eine notwendige Voraussetzung. Marine Faziesabfolgen zeigen, daß vom Silur bis Oberdevon das heutige Amazonasbecken vom Meer eingenommen wurde. Epeirogene Bewegungen verursachten zwischen Oberdevon und Unterkarbon die Bildung von Schwellen, die das ursprünglich einheitliche Meeresbecken in mehrere Teilbecken zerlegten (Ludwig 1966). Mesozoische Flußsysteme Westamazoniens entwässerten zum Pazifik, da die Anden erst im Miozän gehoben wurden. Durch diese Hebung wurde der westliche Abfluß blockiert, und es entwickelte sich ein

gewaltiger Süßwassersee, dessen bis 300 m mächtigen, sandiglehmigen Sedimente bis ins Pleistozän verfolgt werden können. Nach Norden bestand zeitweise ein mariner Kontakt zum Karibischen Meer. Das heutige Mündungsgebiet des Amazonas zeigt eine wechselvolle Geschichte mariner, terrestrischer und lakustrischer Ablagerungen (Ludwig 1966, 1968). Erst im Pleistozän öffneten sich die tertiären amazonischen Binnenseen nach Osten. Auf dem trockengefallenen Seegrund, der heutigen Terra firme Amazoniens, konnten Regenwälder, die in der Gegenwart die Physiognomie Amazoniens bestimmen, zusammen mit offenen Campo-Cerrado-Formationen einwandern (Müller 1974). Erst seit dieser Zeit erodiert der wasserreichste Strom der Erde in seinem gegenwärtigen „Strombett". Die Geschichte des Amazonasbeckens ist aber nicht nur die Geschichte des Amazonas, sie verdeutlicht zugleich durch ihre faziellen und geotektonischen Verhältnisse im Altpaläozoikum und Unterkarbon, daß im eigentlichen Becken z. B. Erdöllagerstätten wirtschaftlichen Ausmaßes kaum zu erwarten sind und daß viele vorhandenen Böden durch Auswaschungsvorgänge nährstoffarm sein müssen.

5.3.2.2 Mitteleuropäische Fließgewässer. Auch eine Untersuchung mitteleuropäischer Fließgewässer zeigt, wie stark Geschichte und naturräumliche Landschaftselemente ihr gegenwärtiges Bild bestimmen. Der 1320 km lange Rhein, mit seinem im Vergleich zum Amazonas winzigen Einzugsgebiet von 225 000 km², durchquert auf seinem Lauf vom St. Gotthard bis zur Nordsee unterschiedliche Landschaften. Die nach ihrer Entstehung, Hydrographie und ihren Landschaftsbildern sehr verschiedenartigen Stromteile wuchsen erst im Pleistozän zusammen. Während im Würm-Glazial die Nordsee eustatisch trockenfiel, war die Themse ein Nebenfluß des Rheins.

Die Geschichte der nur 242 km langen Saar (7421 km² großes Einzugsgebiet) beginnt ebenfalls erst im mittleren Tertiär. Bis gegen Ende der Kreide prägen marine Ablagerungen weite Teile des Raums, durch den heute die Saar fließt. Sie wurde als Fließgewässer erst auf einer oligo-miozänen Verebnungsfläche angelegt.

Erst im Pliozän fand eine bedeutende Tiefenerosion des Flusses statt, die auch im Quartär anhielt und zur Ausbildung mehrerer Terrassen führte. Die auf dem höchsten Gipfel der Buntsandsteinvogesen (Donon 1009 m) entspringende Saar durchquert bei ihrem Lauf bis zur Mündung in die Mosel unterschiedliche geologische Formationen und naturräumliche Einheiten, die ihren Gewässerchemismus, ihren Sauerstoffhaushalt, ihre Fließrichtung und Strömungsgeschwindigkeit entscheidend prägen.

5.3.2.3 Biogeographische Gliederung der Fließgewässer. Obwohl Fließgewässer durch – wie uns die Beispiele Amazonas, Rhein und Saar zeigten – teilweise recht junge geologische Entwicklung und große Strukturveränderungen gekennzeichnet sein können, weisen sie von ihrer Quelle bis zur Mündung im allgemeinen eine deutliche Zonierung mit charakteristischen Lebensgemeinschaften auf. Trotz Driftverlusten erhalten sich diese Biozönosen in einzelnen Flußabschnitten. Sie erlauben damit eine regionale Gliederung und Klassifikation der Fließgewässer.

An ihrer Entstehungsstelle besitzen Fließgewässer eine bezeichnende Quellfauna und -flora, die sich aus feuchtigkeitsliebenden Land- und Wasserorganismen zusammensetzt. Kiemenschnecken der Gattung *Bythinella*, die an gleichmäßige

Temperaturen unter 8 ° C gebunden sind, kommen in mitteleuropäischen Quellen vor und bilden hier eine charakteristische *Bythinella*-Lebensgemeinschaft.

Quellflurgesellschaften (*Cardamino-Montion*) entwickeln sich nicht nur in Gebirgen, sondern überall dort, wo Sickerwässer an geneigten Hängen und Mulden austreten. Für die Ausbildung dieser Pflanzengesellschaften ist die Säurereaktion des Quellwassers bedeutsam. Charakteristische Arten für Silikatquellfluren sind die Moose *Philonotis fontana* und *Mniobryum albicans*, während in Kalkquellfluren die kalkliebenden Moose *Philonotis calcarea* und *Cratoneuron commutatum*, das Fettkraut (*Pinguicula vulgaris*) und die Riedgräser *Carex davalliana* und *Carex pulicaris* u. a. auftreten. Nach der Art des Quellaustritts lassen sich Rheokrenen (= Wasser strömt von der Quelle sofort ab), Limnokrenen (= Wasser strömt zuerst in ein Überlaufbecken) und Helokrenen (= Wasser tritt in einer Sumpfstelle zutage) unterscheiden.

Im Gegensatz zum Oberlauf (Rhithral), der durch an hohe Strömungsgeschwindigkeiten adaptierte Arten beschrieben werden kann, kommen im Unterlauf (Potamal) Arten vor, die an größere Temperaturschwankungen und geringe Strömung angepaßt sind. Nach ihrer kennzeichnenden Fischfauna, Jahrestemperaturamplitude und Stromsohlenstruktur können mitteleuropäische Bäche und Flüsse in mindestens vier Regionen eingeteilt und durch Leitarten gekennzeichnet werden. Die oberste Bachregion, die Forellenregion (mit *Trutta fario*), wird auf kiesig-steinigem Untergrund durch klares und während des ganzen Jahres gleichmäßig kühles, sauerstoffreiches und oligotrophes Wasser gekennzeichnet. An sie schließt sich die Äschenregion (mit *Thymallus thymallus*) an, mit im allgemeinen wärmerem Wasser und zum Teil sandigem Bachgrund. In der Barbenregion (mit *Barbus barbus*) der schnellfließenden Flußläufe ist das Wasser durch den sandigen und mit Schlamm vermengten Untergrund bereits getrübt. Die Barbenregion geht in den Niederungsflüssen mit schwacher Strömung und schlammigem Untergrund in die Brachsenregion (mit *Abramis brama*) über. Die hier vorkommenden Arten sind an trübes, sauerstoffarmes und wärmeres Wasser angepaßt.

Fluß- (bzw. Bach-)Regionen (nach Schwoerbel 1971)

Krenal		Quellzone	Quellfauna
Rhithral	=	Gebirgsbachzone	Salmonidenregion
Epirhithral	=	obere Gebirgsbachzone	obere Forellenregion
Metarhithral	=	mittlere Gebirgsbachzone	untere Forellenregion
Hyporhithral	=	untere Gebirgsbachzone	Äschenregion
Potamal	=	Tieflandsflußzone	Barbenregion
Epipotamal	=	obere Tieflandsflußzone	
Metapotamal	=	mittlere Tieflandsflußzone	Brachsenregion
Hypopotamal	=	untere Tieflandsflußzone	Kaulbarsch-Flunder-Region

Vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, daß die Ausdehnung des Rhithrals und des Potamals von der Höhenlage und der geographischen Breite eines Gebietes abhängt. Bei gleicher Höhenlage nimmt von den Polargebieten zu den Tropen die

Fläche des Rhithrals ab und die des Potamals zu (ILLIES 1961, SCHWOERBEL 1971). Die gleiche Verschiebung der Zonen ist in einem Gebirge von der Hochfläche bis zur Ebene zu erkennen. Durch Staumaßnahmen kann es zur künstlichen Schaffung rhithraler bzw. potamaler Bedingungen in einem Fluß kommen.

Auch bei anderen Tierarten, wie etwa bei den Strudelwürmern (Planarien), den Gammariden und Mollusken, lassen sich in mitteleuropäischen Fließgewässern entsprechende Verbreitungstypen nachweisen. So ist *Crenobia alpina* kennzeichnend für die Quellregion, *Polycelis cornuta* für den Oberlauf und *Dugesia gonocephala* für den Ober- und Mittellauf von Fließgewässern. Regional können jedoch bemerkenswerte Unterschiede auftreten. In den Bächen des Siebengebirges besiedelt *Crenobia alpina* die Quelle und Quellregion; bachabwärts kommt sie meist auf kurzer Strecke sympatrisch mit *Dugesia gonocephala* vor, die den anschließenden Ober- und Mittellauf allein einnimmt.

Zahlreiche Säuger und Vögel sind ebenfalls an bestimmte Fließgewässerregionen gebunden. An den Forellengewässern Europas und Nordamerikas leben die Wasseramseln *Cinclus cinclus* und *Cinclus mexicanus*. Ein naher Verwandter, *Cinclus leucocephalus*, lebt in und an den andinen Bach- und Flußläufen von Venezuela bis Bolivien. In den tosenden Gebirgsbächen der Anden (von Kolumbien bis Feuerland) leben sogar „Enten"arten, die sich als „Torrent Ducks" oder „Pato corta-corientes" durch Sonderanpassungen in den schnellfließenden Gewässern halten können (*Merganetta armata*).

Die höhere Vegetation zeigt ebenfalls eine flußregionenabhängige Verteilung. Für stark strömende Gebirgsbäche ist das Quellmoos *Fontinalis antipyretica* bezeichnend. Die Art tritt auch in sauerstoffreichen Seen auf, doch zeichnen sich die einzelnen Individuen durch standortspezifische Unterschiede in der Zugfestigkeit aus. Die Reißfestigkeit der Bachform beträgt, bedingt durch eine Verstärkung der Epidermis 535 g/mm^2, die der Seeform 350 g/mm^2. *Potamogeton*-Arten dominieren im Potamal. Für tropische Gebirge sind die Podostemonaceae (Amerika, Afrika, Asien) und die Hydrostachyaceae (Capensis, Madagaskar) charakteristisch, die auffallende Konvergenzen als Anpassung an hohe Strömungsgeschwindigkeit ausbildeten. Beide Pflanzengruppen besitzen keine Interzellulare. Die Samen der Podostemonaceae quellen im Wasser rasch auf und widerstehen der Strömung, festgehaftet am Substrat.

Diese Beispiele verdeutlichen, daß sich je nach zoo- oder vegetationsgeographischer Zugehörigkeit eines Flußsystems häufig seine genetische Struktur ändert, die Herausforderungen des Lebensraumes jedoch weltweit zur Ausbildung ähnlicher Ökotypen geführt haben.

Die Fließwasserökosysteme sind nicht nur aufs engste mit terrestrischen Ökosystemen verzahnt, sondern stehen in den Ästuarien mit den marinen Ökosystemen in ständigem Stoff- und Energieaustausch. In den Flußmündungen bilden sich spezifische Lebensgemeinschaften, deren Rhythmus von den Gezeiten des Meeres und zahlreichen Wassereigenschaften der Flüsse abhängt (vgl. u.a. MCLUSKY 1971). Euryöke Süß- und Meereswassertiere leben neben Arten, die an die Salinität dieser Zone optimal angepaßt sind. Nach dem jeweiligen Salzgehalt lassen sich verschiedene Übergangsstufen kennzeichnen.

Zone	Salzgehalt ($^0/_{00}$ NaCl)
Hyperhaline Zone	40
Euhaline Zone	40 bis 30
Mixohaline Zone	(40) ±30 bis ±0,5
Mixo-euhaline	> ± aber im angrenzenden Meer
Mixo-polyhaline	±30 bis ±18
Mixo-mesohaline	±18 bis ±5
Mixo-oligohaline	±5 bis ±0,5
Limnische Zone	< ±0,5

Die Sauerstoffversorgung ist in Bodennähe reduziert. Die eigentliche Ästuarienfauna baut sich auf Nahrungsketten auf, die im allgemeinen ihre Existenz auf Detritusfresser gründen. Unter den Turbellarien sind *Procerodes ulvae*, unter den Coelenteraten *Cordylophora caspia* und unter den Anneliden *Nereis diversicolor* und *Nereis virens* typische europäische Ästuarien-Arten, und zahlreiche Mollusken (u.a. *Sphaeroma*) und Fische (u.a. *Platichthyes flesus, Gasterosteus aculeatus*) werden in Ästuarien regelmäßig angetroffen. Ästuarien besitzen eine junge Geschichte. Sie wurden entscheidend von den eustatischen Meeresspiegelschwankungen des Pleistozäns geprägt.

Über die Ästuarien können ursprünglich marine Arten ins Süßwasser einwandern. Ob die zahlreichen marinen Elemente der Wasserfauna Amazoniens diesen Weg

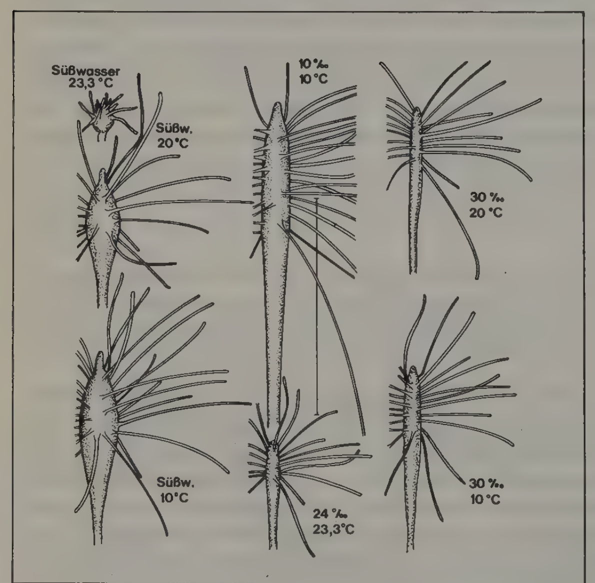


Abb. 103
Morphologische Unterschiede des in unterschiedlichem Salzwasser und bei unterschiedlichen Temperaturen lebenden Polypen *Cordylophora caspia* (nach Kinne)

wählten oder Relikte aus der marinen Vergangenheit des Flußsystems sind, läßt sich nur über die Fossilgeschichte klären. Auffallend sind in den amazonischen Gewässern die Süßwasserdelphine und die Stachelrochen, da sie zu überwiegend marinen Verwandschaftskreisen gehören. Die ursprünglichen Flußdelphine (Platanistoidea) nehmen unter den Zahnwalen eine Sonderstellung ein. Die Familie Iniidae, zu der der Amazonasdelphin *Inia geoffrensis* gehört, kommt in einer weiteren Art, dem chinesischen Flußdelphin *Lipotes vexillifer*, nur im Tung-Ting-See in Mittelchina (Provinz Hunan) vor.

Die im La-Plata-System lebenden La-Plata-Flußdelphine gehören zu einer weiteren Familie (Stenodelphidae; eine Art *Stenodelphis blainvillei*), die jedoch auch im Brack- und Meerwasser vorkommt. Die dritte Familie der Flußdelphine repräsentieren die Ganges-Delphine (Platanistiodae) mit dem im Ganges und Indus vorkommenden Ganges-Delphin (*Platanista gangetica*). Neben *Inia geoffrensis* kommt im Amazonas eine weitere Delphinart vor, *Sotalia fluviatilis*, deren nächste Verwandte (z. B. *Sotalia guianensis*) allerdings im Litoralbereich des Meeres leben.

5.3.2.4 Rezente Veränderung der Artenzusammensetzung der Fließgewässer. Standortvorteile und die Benutzung der Fließgewässer als billige Transport- und sichere Erschließungswege führten dazu, daß seit Ende des 18. Jahrhunderts Flußtäler die bevorzugten Energieachsen der Industrienationen wurden. Straßenführung und Eisenbahn benutzten die naturräumlich vorgezeichnete Trasse. Die Möglichkeit, Brauchwasser zu entnehmen und Abwasser einzuleiten, entschied die Standortfrage von Großindustrien bis zu den heutigen Atomkraftwerken.

Die daraus entstehende Belastung der Fließgewässer hat zu einem Auslöschen der ursprünglichen Biozönosen, einer weitgehenden Veränderung in der Artenzusammensetzung und (oder) dem Auftreten völlig neuer Arten und Lebensgemeinschaften geführt. In Fließgewässern, die bereits seit der Jahrhundertwende planmäßig untersucht wurden, läßt sich diese Entwicklung besonders gut verfolgen.

Veränderungen des Makrobenthos im Mittel- und Oberrhein von 1917 bis 1971 (nach Kinzelbach 1972)

	1917	1957	1971
Porifera	5	2	1
Coelenterata	5	—	1
Turbellaria	?	?	2
Annelida	7	11	5
Crustacea	3	3	5
Insecta	39	10	3
Mollusca	20	14	9
Bryozoa	3	1	—
Total	82	41	26

Manche der z. B. heute in der Saar vorkommenden Arten verdanken ihre Existenz dem Menschen. Das gilt für die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* und die Garnele *Atyaephyra desmaresti*, die wahrscheinlich den zwischen 1838 und 1853

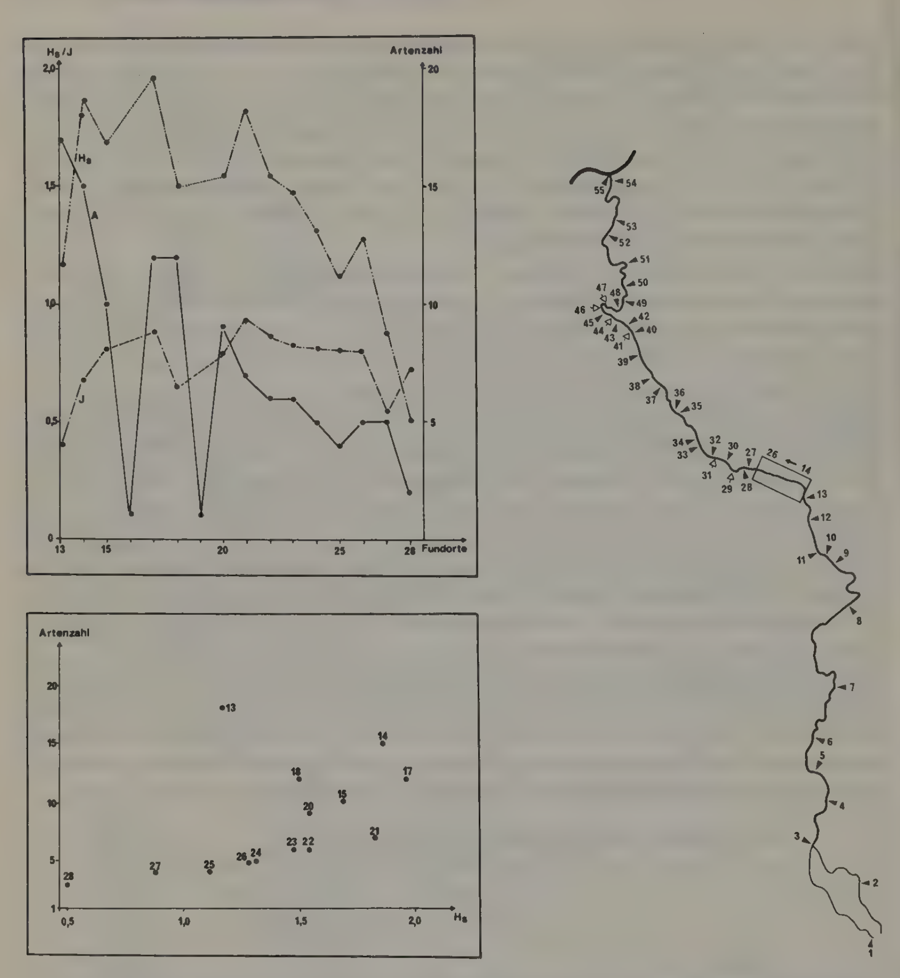


Abb. 104 In der Nähe von Abwassereinleitern sinkt der jeweilige HS-Wert (oben links) der Gewässerbiozönosen rasch ab. Der HS-Wert muß dabei nicht immer parallel zur Artenzahl verlaufen (vgl. Fundort 13 unten links). Rechts Untersuchungsstellen in der Saar, die der Untersuchung zugrunde lagen (nach SCHÄFER 1975)

gebauten, 311 km langen Rhein-Marne-Kanal und den Saar-Kohle-Kanal (1862 bis 1866) als Einwanderungswege benutzten. Ihr gegenwärtiges Verbreitungsbild in der Saar wird jedoch entscheidend durch die chemisch-physikalische Belastung dieses Fließgewässers bestimmt.

Die Abwasserlastpläne unserer Flüsse verdeutlichen, daß eine Anzahl hochtoxischer Stoffe, Schlammfrachten und thermale Einleiter (u.a. Kraftwerke) ein

Belastungsmosaik erzeugen, dem die ursprünglichen Lebensgemeinschaften weichen müssen. Neben Sulfaten und Chloriten müssen besonders Pflanzenschutzmittel und Schwermetalle hier erwähnt werden. Nach ihren toxischen Wirkungen lassen sich drei Giftgruppen unterscheiden:

Konzentrationsgifte, deren Wirkung proportional zur Dosis zunimmt; *Kumulationsgifte*, die im Organismus gespeichert werden und von einer bestimmten Menge an wirksam werden (u.a. chlorierte Kohlenwasserstoffe, organische Phosphatverbindungen, Dinitroverbindungen, organische Schwermetallverbindungen); und *Summationsgifte*, die zwar vom Organismus abgebaut oder ausgeschieden werden können (u.a. Cumarinderivate, Nikotin), jedoch in geringen Mengen schon irreversible Schädigungen hervorrufen.

Da limnische Organismen auch als „Fangsubstrat" für Schadstoffe dienen können, sind Arten aus unterschiedlich belasteten Gewässern meist auch durch eine mit dem jeweiligen Lebensraum vergleichbare Konzentration von Schadstoffen in ihrem Organismus gekennzeichnet.

Hg-Gehalt in Fischen verschiedener Herkunft (nach Reichenbach-Klinke 1974; Einzelwerte in ppm):

Fließgewässer	Forelle	Aal	Rotauge	Nase	Brachse	Barsch	Hecht	Zander	Karpfen
Amper	0,089	0,066	0,286	0,162	—	—	0,551	—	0,162
Donau (Stau)	0,8	0,5	0,8	0,32	0,5	0,79	0,78	0,9	0,5
Lech	0,1		0,29	0,06	—	0,65	0,25	—	—
Rhein	—	0,27	0,90	—	0,10	0,15	0,51	0,10	0,29

Auch in belasteten Gewässern werden Organismen zu Bio-Indikatoren für die Wasser-Güteklassen. Die chemisch-physikalische Wasseranalyse vermag den Momentanzustand eines Gewässers darzustellen. Dauer- und Extremzustände sowie die summative Wirkung aller im Wasser gelösten Schadstoffe vermögen nur lebende Organismen aufzuklären.

Das ursprünglich für fließende Gewässer von Kolkwitz und Marsson (1902, 1908) aufgestellte Saprobiensystem zur „gütemäßigen" Bewertung wurde später mehrfach verbessert und auch auf Seen ausgedehnt. Liebmann (1969) unterscheidet vier Saprobitätsstufen:

oligosaprob = Güteklasse I
β-mesosaprob = Güteklasse II
α-mesosaprob = Güteklasse III
polysaprob = Güteklasse IV

Andere Systeme differenzieren noch weiter und betonen vor allem den Wechsel von heterotrophischer zu autotrophischer Phase in der Selbstreinigung eines Gewässers.

In der Nähe von Thermaleinleitern (u.a. Kraftwerke) ist eine erhöhte Gefahr durch schneller ablaufende chemische Prozesse gegeben. Soweit diese Belastung ertragen wird, können wärmeliebende Arten auftreten, die sich im „normal" temperierten Fluß nicht halten könnten. Das gilt z.B. für den „tropischen" Tubificiden

Branchiura sowerbyi. Viele in aufgewärmtem Flußwasser lebende Fische zeigen meist ein schnelleres Wachstum. Ihr Alter ist jedoch schwierig festzustellen, da durch die oftmals fehlende oder eingeschränkte Winterruhe die „Jahresringe" der Schuppen verschmelzen. Die Verschiebung der Zeit der Laichreife und die bei hoher Wassertemperatur begünstigte Eientwicklung lassen befürchten, daß die Zeit des Schlüpfens der Brut in die Periode reduzierten Nahrungsangebotes (Winter) fällt.

Schwerwiegender sind allerdings die Auswirkungen der erhöhten Temperatur auf die Entwicklung des Fischlaiches, da Fischlaich und junge Brut wesentlich empfindlicher als ausgewachsene Fische reagieren. Auch wenn die Eier bei überhöhten Temperaturen nicht absterben, kann es doch durch gleichzeitige Sauerstoffminderung zu Entwicklungsstörungen, Mißbildungen oder späteren Verlusten kommen. Warmwassereinleitungen zeigen ihre Auswirkungen auch im Stoffhaushalt der Fließgewässer. Sie verändern den biogenen Stoffumsatz, der sich auf den Ebenen der Produktion, Konsumation und Destruktion abspielt. Die Erwärmung des Wassers führt zur verstärkten Vermehrung der heterotrophen Organismen und somit zu einem Überwiegen heterotropher Prozesse. Die mikrobielle Mineralisation reduziert den durch die Erwärmung ohnehin schon reduzierten O_2-Gehalt weiter. Dieser Effekt wird besonders deutlich in Gewässern mit einer starken organischen Belastung. Die Gewässererwärmung führt zu einer Verschiebung der Kieselalgenpopulation nach Grün- und Blaualgen, deren Wachstumsoptimum bei 28 bis 30° C liegt. Es entstehen Massenentwicklungen in den flachen Uferbereichen, die zur Bildung von Phytotoxinen führen können.

5.3.3 Urbane Ökosysteme

Die beiden extremsten terrestrischen Ökosysteme sind die tropischen Regenwälder (vgl. Besprechung der Biome) und unsere Industriestädte. Gehen wir von der hypothetischen Voraussetzung aus, daß der Mensch in der Lage wäre, aufgrund seiner technologischen Fähigkeiten die Rolle der Primärproduzenten, Konsumenten und Destruenten – aufbauend auf fossiler Energie – gleichermaßen zu beherrschen, könnte er seine Städte (zumindest von technologischer Seite) selbstregulierend erhalten. Es muß hier hervorgehoben werden, daß gerade durch die Forderung nach „Selbstregulation" eine theoretische Übertragung des Ökosystembegriffes auf eine Industriestadt vertretbar ist. Dieser Selbstregulations-Forderung wird der Mensch als entscheidende Schlüsselart jedoch weltweit nicht gerecht. Daraus resultiert Belastung der naturnahen und der urbanen Ökosysteme. Es wird uns kaum gelingen, alle multidimensionalen Prozesse, die sich innerhalb eines urbanen Systems abspielen, durch Simulationsmodelle ganz zu erfassen. Wir können jedoch Lebensbedingungen in der Stadt vorkommender Organismen (incl. Mensch) beschreiben und bewerten, können In- und Output-Vorgänge analysieren und die städtische Planung letztlich reduzieren auf die „Belastungsreduktion". Im naturgesetzlich definierbaren Bereich muß diese Belastungsreduktion durch den Einsatz von Technologie, Raumordnung und naturnaher Systeme erfolgen (MÜLLER 1973, 1974). Der Mensch ist die zentrale Schlüsselart dieses Systems; Pflanzen

und Tiere erhalten auf der deskriptiven Stufe nur Indikationsbedeutung. Es verwundert, daß wir erst heute die Stadt als Gegenstand biogeographischer Forschung entdecken. Sicherlich gab es schon eine Vielzahl von Einzelarbeiten, in deren Mittelpunkt die Stadtfauna oder Stadtflora stand, aber die Betrachtung einer „Stadt als Ökosystem" ist erst in den letzten Jahren ins Bewußtsein gedrungen.

Zwei Faktoren beeinflußten diesen Vorgang:

1. das idealistische Weltbild der Naturwissenschaft und hier besonders der Biologie, die „Natur" zu erforschen, was im großstädtischen Milieu nach allgemeiner Auffassung am wenigsten möglich war, und
2. unsere in den letzten Jahren ins Bewußtsein einer breiten Öffentlichkeit gerückten Umweltprobleme, die sich naturgemäß am stärksten in den Verdichtungsräumen bemerkbar machen.

Als Konsequenz aus Versäumnissen der Vergangenheit und den Erfordernissen der Gegenwart und Zukunft rückte die Stadt zunehmend in den Mittelpunkt biogeographischer Forschung.

Abb. 105
Die beiden extremsten terrestrischen Ökosysteme sind tropische Regenwälder und Industriestädte. Auch die tropischen Regenwälder können nicht mehr als primäre Ökosysteme gewertet werden, da sich selbst in entlegenen Teilen die weltweite Immissionsbeeinflussung der Biosphäre bemerkbar macht. Wäre der Mensch in der Lage, in urbanen Ökosystemen die Rolle der Produktion, Konsumation und Destruktion miteinander zu verknüpfen, könnte er das System selbstregulierend erhalten (aus Müller 1974)

Der Verstädterungsprozeß läuft auf Hochtouren, und „urban planning" wird damit zu den „most pressing subjects of the times". Aber es gibt nur wenig Ansätze, sie „als funktionale Einheit, als Ökosystem zu erkennen und zu untersuchen" (SUKOPP und KUNICK 1973). Dieser Verstädterungsprozeß ist jedoch nur ein markanter Ausschnitt aus dem allgemeinen weltweiten Trend:

Urlandschaft → Nutzlandschaft → Industrielandschaft → zukünftige Stadtlandschaft.

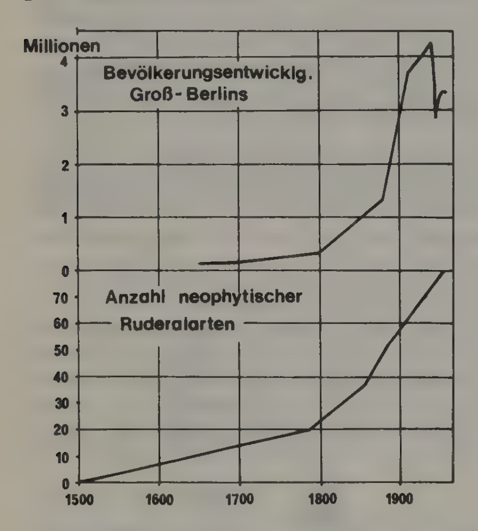


Abb. 106
Bevölkerungsentwicklung Groß-Berlins und Artenzahl neophytischer Ruderalarten (nach SUKOPP und KUNICK 1973)

Urbane Ökosysteme besitzen eine spezifische Struktur, die als Ergebnis von Wechselwirkungen zwischen menschlicher Planung und natürlichen Raumfaktoren zustande kommt. Historische Entwicklung und geographische Lage beeinflussen diese Struktur. Die Belastbarkeit von urbanen Ökosystemen richtet sich damit nach dem gruppenspezifischen Verhalten ihrer Bewohner (Produktionsziele, Konsumgewohnheiten), dem synergetischen Zusammenspiel aller Raumfaktoren und der Fähigkeit von mosaikartig den Bebauungsraum durchsetzenden Grünflächen und tierischen Organismen, die vorhandene Belastung zu ertragen und gegebenenfalls zu reduzieren. In Städten mit Flußterrassen- und Kessellagen (u.a. Donora südlich von Pittsburgh, Zürich, Stuttgart, Saarbrücken) wird sich z.B. eine lokale Immissionsbelastung meist anders auswirken als in Küstenstädten oder in Städten am Fuße von Gebirgen. Funktionale Untersuchungen müssen diesen Verhältnissen Rechnung tragen. Die Belastbarkeitsgrenze einiger Industriestädte, bezogen auf eine deutliche Erhöhung der Mortalitäts- und Morbiditätsrate nach Erhöhung der Immissionsrate, wurde bereits erreicht bzw. überschritten (u.a. Donora-Katastrophe 1948).

5.3.3.1 Stadtklima. Jede Stadt besitzt ein spezifisches, durch makroklimatische Situation und mikroklimatische Einflüsse gekennzeichnetes Mesoklima. In Industriestädten kommt es bei ruhiger, windschwacher Wetterlage, bedingt durch die

starke Anreicherung der Stadtluft mit Aerosolen, deren Korn- bzw. Tröpfchengröße im allgemeinen kleiner als 10^{-3} mm ist (Schwebefähigkeit), zur Ausbildung einer Dunstglocke, die durch Abschwächung der effektiven Ein- und Ausstrahlung den Strahlungshaushalt und als Kondensationskeime Wolkenbildung bzw. Niederschläge der Stadt entscheidend beeinflussen. Sonnenscheindauer, Besonnungsintensität und damit die Ortshelligkeit verringern sich vom außerurbanen zum urbanen Bereich (u. a. CHANDLER 1965, BACH 1972).

Beispiel: München und Umland

1970	Sonnenscheindauer Mai	Juni	Juli	August
München-Bavariaring	140	247	205	169
München-Riem	168	277	219	183
Weihenstephan	164	258	219	180
Puch/FFB	158	272	212	199

Im Kern des Ruhrgebietes konnte im Jahre 1970 der Lichtabfall 50 % betragen. Für jeden Punkt der Erdoberfläche gilt: Strahlungsbilanz = (I + H) − R − E + G, wobei I die direkte Sonnenstrahlung, H die diffuse Himmelsstrahlung, R die Reflexstrahlung der Erdoberfläche, E die Eigenstrahlung der Erdoberfläche und G die atmosphärische Gegenstrahlung ist. Aus der Verminderung von I und H (vor allem im Bereich des biologisch wichtigen ultravioletten Lichtes) ergeben sich ökologische Folgewirkungen (pflanzliche Ertragsminderung, Auftreten von Rachitis bis zum 3. Lebensjahr u. a.). Durch Reduktion der Ausstrahlung (Glashaus- oder Treibhauseffekt) und anthropogen erzeugte Energie am Standort kommt es in den Städten im außertropischen Bereich zu einer deutlichen Temperaturerhöhung (0,5 bis 1,7° C) gegenüber dem Umland. Abwärme entsteht zwangsläufig als Endprodukt sämtlicher an einem Standort eingesetzter Energie. Für die Abwärmemenge sind maßgebend die Wirkungs- und Nutzungsgrade der Energieumwandlungen und die absolute Höhe des Energieumsatzes. Global gesehen liegt die anthropogene Energieproduktion im Vergleich zur an der Erde ankommenden Sonnenenergie unter 1 Promille; auf Städte und Verdichtungsräume konzentriert, übersteigt die auf den Menschen rückführbare Wärmeabgabe jedoch die durch Sonnenenergie erzeugte in einigen Fällen erheblich (BACH, BECK und GOETTLING 1973). Bei austauscharmen Wetterlagen (Hochdruck, Strahlungswetter) sind thermale Differenzierungen in den Städten meist deutlicher ausgeprägt als bei austauschreichen. Die Zahl der Frosttage sinkt im allgemeinen mit zunehmender Bebauungsdichte. In der City von London treten im Vergleich zum Umland 25 % weniger Bodenfröste auf (CHANDLER 1974).

Der „Hitzeinseleffekt" kann durch Tallage, Straßensystem, Baukörper und Bebauung verstärkt, durch Grünflächen und Wasserflächen modifiziert bzw. reduziert werden. Dabei machen sich naturgemäß auch Expositionsunterschiede deutlich bemerkbar. Am 14. Juni 1970 (12 Uhr) wurden auf der Westseite einer Hauswand 23,5° (Strahlungstemperatur), auf der Südseite 37°, auf der Ostseite

26,5° und auf der Nordseite 21,7° gemessen. Asphaltierte Straßen besitzen im allgemeinen die höchsten, Fließgewässer, soweit sie nicht durch Wärmeeinleiter (Kraftwerke u a.) vorbelastet sind (vgl. Limnische Ökosysteme), frisches Grünland, vegetationsloser Boden und Hausdächer die niedrigsten Oberflächentemperaturen. Bei Strahlungswetter kann sich, bedingt durch aufsteigende Warmluft über der Stadt, ein Tief bilden, das von den Seiten her aufgefüllt wird. Dieser Vorgang kann als Transportmechanismus für Immissionen zum Bebauungszentrum wirksam werden. Bei Inversionswetterlagen kann es, wenn die Inversionsdecke durch vom Stadtkern aufsteigende Warmluft nicht durchbrochen wird, zu einem Temperaturstau mit einer Reduktion der normalen Tagesgangamplitude kommen. Die hohen Temperaturen zu allen Tagesstunden und die relativ hohen Nachttemperaturen wirken sich in vielfältiger Weise ökologisch aus. Frühere Aufblühtermine und das Auftreten von wärmeliebenden, im Umland fehlenden, häufig eingeschleppten Tier- und Pflanzenarten sind nur einige Indikatoren hierfür.

Die Stadt ist im allgemeinen trockener als ihre Umgebung. Zum Teil ist diese Tatsache, ähnlich wie das Absinken des Grundwasserspiegels, auf die rasche Ableitung der Niederschläge zurückzuführen, doch steht sie naturgemäß mit der Temperatur, Windrichtung, Windgeschwindigkeit und Evaporation in engem Zusammenhang. Mit steigender Temperatur sinkt einerseits die relative Luftfeuchtigkeit, was bei heißen Tagen zur Ausbildung eines künstlichen Wüstenklimas (≈ 40 % relative Feuchte) führen kann, andererseits steigt die Kapazität zur Aufnahme von Wasserdampf, was besonders dort den Dampfdruck ansteigen läßt, wo zur Wasserdampfabgabe geeignete Wasserflächen in der Nähe von Hitzeinseln liegen. An das Ansteigen des Dampfdruckes ist das Luftschwüleempfinden gekoppelt.

Stadt	schwüle Tage/Jahr
	1947–1951
Bonn	35
Aachen	18
Hamburg	14

Mit einer signifikanten Erhöhung (5 bis 16 %) der Niederschläge ist in den Städten zu rechnen (Chicago 5 %, St. Louis 7 %, Kiel 10 %, Moskau 11 %, Bremen 16 %). Das Maximum der Niederschläge fällt meist auf der Leeseite des Stadtzentrums. Die Erhöhung der Niederschläge geht auf eine Vermehrung der Niederschläge in der kälteren Jahreshälfte zurück. Dennoch üben Städte, vor allem im Sommer, eine große Anziehungskraft auf kurze und heftige Gewitter mit Starkregen aus, die schwierige Probleme für die Stadtentwässerung erzeugen. 1893 bis 1907 registrierte München 756 Gewitter, während das nur 25 km westlich gelegene Maisach 303 Gewitter verzeichnete. Chicago meldete 13 %, St. Louis 21 % sommerliche Gewitterlage mehr gegenüber dem Umland. Eine Analyse der Wandergeschwindigkeit von Regenfronten mit Gewitterneigung ergab eine beträchtliche retardierende Wirkung durch Verdichtungsräume. Aus La Porte im Lee des Schwerindustriekomplexes von Chicago-Gary treten im Sommer durchschnittlich 30 % mehr

Niederschäge und 63 % mehr Gewittertage auf als im Umland. Der Einfluß der Schwerindustrie kommt hierbei ebenso zum Tragen wie in Paris, wo an Werktagen bis zu 45 % mehr Niederschläge fallen als an arbeitsfreien Tagen.

5.3.3.2 Immissionstyp und Stadtfauna. Neben den klimatischen Besonderheiten im Lebensraum „Stadt" tritt – vor allem in Industriestädten – eine Fülle von aus Produktionsprozessen stammenden, teilweise naturfremden, Stoffen auf. Hiermit sind gas- und staubförmige Emissionen, radioaktive Substanzen, Müll- und Lärmbelastung angesprochen. Die Herkunft der Luftverunreinigungen unterliegt regional erheblichen Schwankungen. Die Bewertung unterschiedlicher Immissionen in Stadtgebieten ist von ihrer Toxizität abhängig. Hierbei ergeben sich jedoch, bedingt durch unterschiedliche ökologische Valenz bei Tieren, Pflanzen und dem Menschen, unterschiedliche Werte.

Maximale Immissionskonzentrationen (= MIK-Werte in mg/m^3) zur Vermeidung toxischer Wirkungen beim Menschen (nach Umweltgutachten 1974, BRD)

Stoff	Mittelwert über 1/2 Std.	Mittelwert über 24 Std.	Mittelwert über 1 Jahr
Kohlenmonoxid	50	10	10
Blei und anorganische Bleiverbindungen	—	0,003	0,0015
Schwefeldioxid	1,0	0,3	0,1
Schwefelsäure	0,2	0,1	0,05
Stickstoffdioxid	0,2	0,1	—
Stickstoffmonoxid	1,0	0,5	—
Ammoniak	2,0	1,0	0,5
Fluorwasserstoff	0,2	0,1	0,05
Natriumfluorid	0,3	0,2	0,1
Aluminiumfluorid	0,5	0,3	0,1
Kryolith	0,5	0,3	0,1
Calciumfluorid	1,0	0,5	0,2
Ozon	0,15	0,05	0,01
Schwebestaub	0,3	0,2	0,1
Zinkverbindungen	0,5	0,1	0,05
Cadmiumverbindungen	—	0,00005	—
Tetrahydrofuran	180	60	30
Trichloräthylen	16	5	2

Die Anfälligkeit einzelner Pflanzen gegen bestimmte Immissionen unterscheidet sich jedoch auffällig (GUDERIAN 1970).

In mitteleuropäischen Städten läßt sich häufig ein Gradient aufzeigen, der von anfälligen Arten (u.a. Linden, Roßkastanien) zu widerstandsfähigen Arten (u.a. *Robinia pseudacacia*) verläuft (KADRO und KENNEWEG 1973).

Teilweise deutlich abweichende Angaben liegen in der Literatur über die Wirkungsweise der oben genannten Stoffe auf Tiere vor, was vor allem auf methodische Schwierigkeiten zurückgeführt werden muß. Nehmen wir nur das SO_2, so zeigen die bisher vorliegenden Befunde, daß z. B. Ratten wesentlich widerstands-

Vergleicht man die für den Menschen gültigen MIK-Werte mit jenen der Pflanzen, so treten bemerkenswerte Unterschiede auf:

MIK-Werte (mg/m³) zum Schutz der Vegetation

Stoff	Mittelwert über 1/2 Std.	Mittelwert über 24 Std.	Vegetations-halbjahr
Chlorwasserstoff	—	0,2–1,0	0,08–0,15
Fluorwasserstoff	—	0,002–0,004	0,0002–0,0014
Schwefeldioxid	0,25–0,60	0,15–0,35	0,05–0,12
Stickstoffdioxid	0,80	—	0,35

fähiger sind als Meerschweinchen. Haustiere ähneln in ihrer Empfindlichkeit dem Menschen. Untersuchungsergebnisse aus Begasungsexperimenten liegen vor von Ratten, Mäusen, Meerschweinchen, Kaninchen, Hunden, Schweinen, Katzen, Eseln, Affen, Goldhamstern und Fröschen. Die wissenschaftlich begründeten MIK-Werte finden ihren Niederschlag in der „Technischen Anleitung zur Reinhaltung der Luft“ (TA-Luft), die rechtliche Möglichkeiten zur Einhaltung der Immissionsgrenzwerte liefert. Zahlreiche Untersuchungen in Verdichtungsräumen und experimentelle Laborbefunde verdeutlichen, daß Organismen (Pflanze, Tier, Mensch) auf eine Vielzahl von Immissionen reagieren, die teilweise additive Wirkungen zeigen. SO_2, allein betrachtet, wird von Säugern offensichtlich überwiegend im Nasen-Rachenraum adsorbiert, und seine toxische Bedeutung für den Menschen und für Haustiere ist umstritten, während bestimmte Flechten (u. a. *Hypogymnia physodes*) bereits bei Konzentrationen von 0,11 bis 0,13 mg SO_2/m^3 Luft absterben. In Kombination mit Feinstäuben treten jedoch negative Wirkungen auf (u. a. Transport von SO_2 bis zu den Alveolen, Oxydation des Schwefeldioxids zu dem bedeutend wirksameren Schwefeltrioxid bzw. Schwefelsäure), die teilweise erheblich über die Immissionswirkung einzelner Stoffe hinausgehen. Als Wirkungssymptome treten Beeinträchtigungen der Lungenfunktion, Erkrankungen der Atemorgane und in extremen Fällen Erhöhung der Sterberate bei besonders anfälligen Bevölkerungsgruppen auf.

Jedes urbane System besitzt einen spezifischen Immissionstyp. Eine „Belastungserfassung“, die nur einige wenige Wirkstoffe berücksichtigt und meßtechnisch erfaßt, kann deshalb in bezug zur real vorhandenen Gesamtbelastung zu einer völlig falschen Beurteilung führen.

Deshalb sind Indikatoren für die Erfassung des jeweiligen Immissionstyps notwendig. Solche Indikatoren lassen sich sowohl durch standardisierte Vitalitätskontrollen exponierter Organismen (Graskulturen, Flechten, Fische, Schnecken u. a.) als auch durch Untersuchung an Stadt-Biozönosen aufstellen. Standardisierte „Testpflanzenverfahren“ sind bereits so weit entwickelt, daß sie im Rahmen von Immissionswirkungskatastern eingesetzt werden. Das Prinzip dieser Verfahren geht auf die Fangpflanzenmethode von SORAUER (1911) zurück. Durch eine spezielle Form des Testpflanzenverfahrens ist es möglich, in einer Kultur mehrere

Verunreinigungskomponenten gleichzeitig zu erfassen. So reichern exponierte *Brassica oleracea acephala* (Blattkohl) neben Pb, F und Cd auch polyzyklische Aromate an (SCHÖNBECK und VAN HAUT 1971). Das Graskulturverfahren läßt sich zum Nachweis tiergefährdender Fluoranreicherungen in bestimmten Gebieten hervorragend verwenden. Die Grasarten (u.a. *Lolium multiflorum*) können in wartungsfreien Kunststoffgefäßen exponiert werden. Sie werden unter standardisierten Expositionsbedingungen nach definierten Zeitintervallen geschnitten. Danach wird die erhaltene Probe auf verschiedene Stoffe qualitativ und quantitativ untersucht. Aus dem ppm-Anteil pro Trockensubstanz lassen sich die Verbreitung spezifischer Immissionen, deren komplexe Schadwirkung und daraus folgende Gefährdungen von Mensch, Weidevieh und Nutzpflanzen ableiten (HOWER, PRINZ, GONO und REUSMANN 1974).

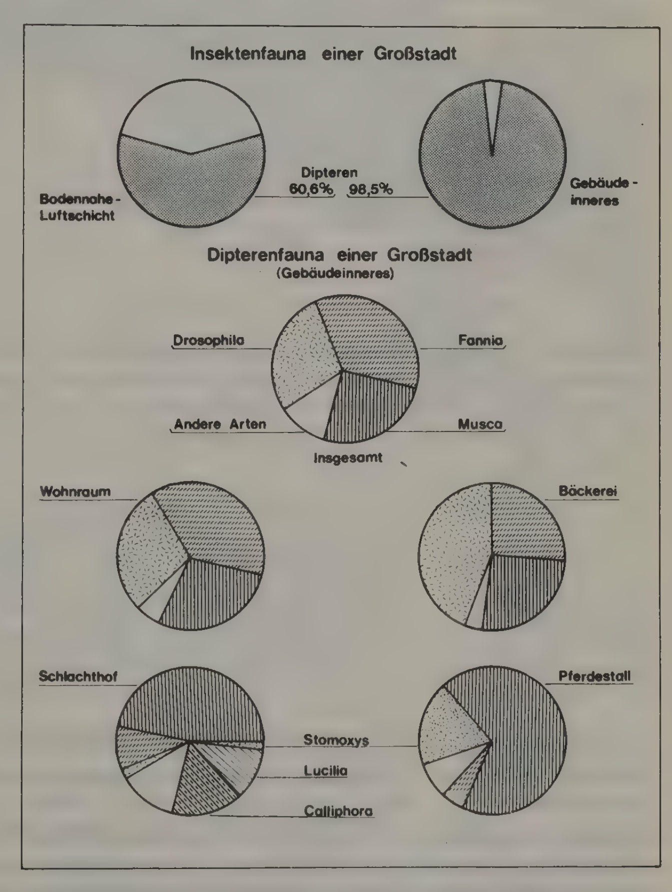


Abb. 107 Charakteristische Zusammensetzung der Insektenfauna einer Großstadt (nach PETERS 1949)

Auch die Populationsstruktur mosaikartig verbreiteter Biozönosen und einzelner Tierarten gestattet Rückschlüsse auf Belastungsfaktoren einer Stadt. Jedes urbane System besitzt eine spezifische Stadtfauna, die durch drei Tendenzen gekennzeichnet werden kann:

1. die plötzliche Abnahme des Artenreichtums bestimmter Ordnungen;
2. eine deutliche Verringerung der Diversität (im Sinne von SHANNON und WIENER);
3. eine Bevorzugung des Stadtsystems für einzelne Arten.

SCHWEIGER (1962) zeigte am Beispiel von Wien für einige Insekten die Abnahme des Artenreichtums zum Stadtinnern (Ausnahme Dermestidae).

Anzahl der Arten

Gruppe	Randzone	Gartenland	Bebautes Gebiet
Carabus	17	7	2?
Trechus	6	3	1
Pterostichus	22	10	2
Euconnus (Ameisenkäfer)	11	3	2
Dermestidae	24	15	27
Bombus	13	7	1
Acrididae	32	6	1
Tettigonidae	20	4	1

Bei einigen Städten läßt sich der Verstädterungsprozeß durch Auftreten und Verschwinden einzelner Arten besonders gut verdeutlichen. Allerdings liegen hier die besten Untersuchungen bei Gefäßpflanzenarten und Flechten vor (SUKOPP 1966, 1972, SUKOPP, KUNICK, RUNGE und ZACHARIAS 1974).

Gebiet	Größe	Pflanzenarten	davon ausgestorben
Paderborn	1250 km^2	684	6 %
Stuttgart	1000 km^2	1080	6 %
Berlin	884 km^2	965	12 %
Aargau	1404 km^2	1300	16 %
Lancashire	3100 km^2	839	7,9 %.

Die Dipterenfauna einer Großstadt zeigt eine charakteristische Zusammensetzung (PETERS 1949, KÜHNELT 1970, GREENBERG 1971, POVOLNY 1959, 1971), in der in Mitteleuropa *Fannia-*, *Musca-* und *Drosophila*-Arten dominieren.

Reptilien, Amphibien und Gehäuseschnecken fehlen meist völlig, doch gibt es eine Anzahl bemerkenswerter Ausnahmen. So kam die Gartenschnecke *Cepaea hortensis* in kleinen Populationen noch 1974 in einem Gebiet mit kleingärtnerischer Nutzung mitten in Saarbrücken, allerdings in individuenarmen Populationen vor,



Abb. 108 Verbreitung und Populationszusammensetzung (Schalenpolymorphismus) von *Cepaea hortensis* in der Umgebung von Saarbrücken. Durch Schraffur wurde der Verdichtungsraum angegeben (nach Untersuchungen von S. Bartholomé, Biogeographie, Saarbrücken)

die ähnlich wie die Stadtrandpopulationen einen standortspezifischen Bänderungstyp aufwiesen. In tropischen Städten gehören unter den Reptilien häufig Gekkoniden zur Stadtfauna. Der von Afrika nach Südamerika eingeschleppte *Hemidactylus mabouia* ist ein typischer „Hausgecko" in Belém, Bahia und Santos. Ein naher Verwandter von ihm, *Hemidactylus triedrus*, kommt in den Häusern von Karachi, Madras und Colombo vor, wo er zusammen mit dem „commonest House-Gecko in India" *Hemidactylus brooki, Hemidactylus depressus* und dem vom Menschen nach Australien, Afrika und St. Helena eingeschleppten *Hemidactylus frenatus* lebt.

Unter den Feldheuschrecken gelingt es in Mitteleuropa offensichtlich nur *Stenobothrus bicolor*, in den inneren Stadtbereich vorzudringen.

Das Luftplankton zeigt im Stadtinnern einen völlig anderen Aufbau als an den Stadtgrenzen. Tardigraden scheinen, obwohl ihre Tönnchen extreme Umweltbedingungen ertragen, im Stadtinnern völlig zu fehlen. Andere Arten erreichen dagegen im Stadtinnern ihr Populationsoptimum.

Unter den Vögeln gehört hierzu in Mitteleuropa im Sommer der Mauersegler (*Apus apus*). Im Winter treten an seine Stelle Stare (*Sturnus vulgaris*/Überwinterer). Standvögel sind Haussperlinge (*Passer domesticus*) und Türkentauben (*Streptopelia decaocto*).

Während im Innern ceylonesischer Städte (z. B. Kandy und Colombo) die beiden Krähenarten *Corvus splendens* und *Corvus macrorhynchos* Stadtvögel geworden sind und Geier völlig fehlen, sind letztere kennzeichnend für südamerikanische Städte (*Coragyps atratus* in Rio de Janeiro, Santos, Manaus, Belém u. a.). In Paris ist die im Innern deutscher Städte meist fehlende Ringeltaube (*Columba palumbus*) zur „Stadttaube" geworden. In Hafenstädten ändert sich das Bild der Avifauna. An die Stelle der oben genannten Arten treten vornehmlich Möwen und deren Verwandte.

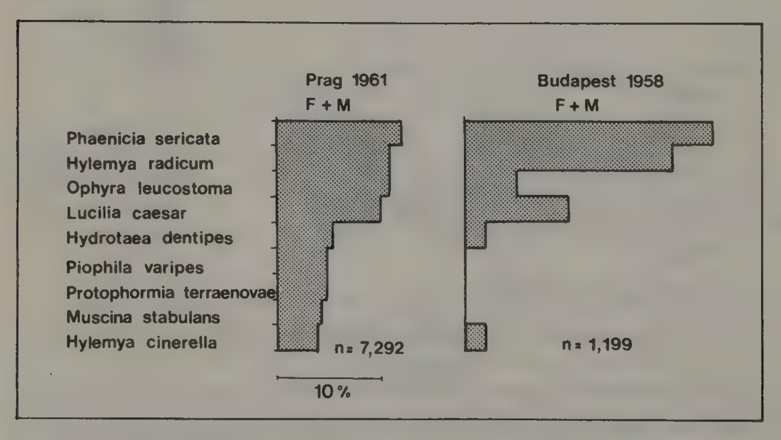


Abb. 109 Verteilung verschiedener Fliegenarten an ähnlichen Standorten in Prag und Budapest (nach Povolny 1972)

1946/47 untersuchte PETERS (1949) das jahresperiodische Auftreten von *Periplaneta americana* in 61 Stuttgarter Bäckereien. In den einzelnen Monaten traten erhebliche Schwankungen in der Individuenzahl auf:

Monatsfänge 1946	Individuenzahl
Februar	121
März	563
April	366
Mai	477
Juni	421
Juli	539
August	756
September	190
Oktober	121
November	871
Dezember	338

Eine Sonderstellung innerhalb der Stadtfauna nimmt die „Hausfauna" ein, die sich zu einem Großteil aus wärmebedürftigen Adventivformen zusammensetzt. Die Schabe *Periplaneta americana* ist vor allem in Universitätsstädten zum Haustier geworden.

Die indische Pharao-Ameise (*Monomorium pharaonis*) kommt in mehreren europäischen Hauptstädten vor, und die nordamerikanische Termite *Reticulitermes flavipes* wurde 1937 nach Hamburg eingeschleppt, wo sie sich im städtischen Heizungssystem festsetzte.

Durch Gewürz- und Samenhandel werden regelmäßig Insekten und Milben verfrachtet. Von 72 Insekten- und Milbenarten, die in Hamburger Apotheken an Arzneidrogen und Gewürzen gefunden wurden, werden besonders die tropischen Insekten *Plodia interpunctella, Oryzaephilus mercator, Lasioderma serricorne* und *Tribolium castaneum* regelmäßig importiert und gehören bereits zur Stadtfauna. Nach WEIDNER (1963) werden in deutschen Apotheken der Schmetterling *Ephestia elutella*, eine Verwandte der Mehlmotte, und *Stegobium paniceum* oft angetroffen. Zur Stadtfauna gehören auch die Haustiere, die für Großstädte teilweise erhebliche hygienische Probleme darstellen (u.a. Hundeproblem in New York oder München; Tauben). Die am häufigsten gehaltenen Haustiere in Städten sind Hunde, Katzen, Tauben, Ziervögel (Papageien, Wellensittiche, Kanarienvögel, Prachtfinken u.a.), Zierfische, Meerschweinchen, Goldhamster und verschiedene Reptilien. Sie alle besitzen eine teilweise recht lange Domestikationsgeschichte (vgl. HERRE und RÖHRS 1973), die beim Hund bis in die Mittlere Steinzeit (16000 bis 6000 v. Chr.), bei der Taube bis 3000 v. Chr. und bei der Katze bis 2000 v. Chr. hinabreicht. Reptilien wurden erst in neuerer Zeit zum Haustier. Landschildkröten, vornehmlich *Testudo hermanni, Testudo graeca* und *Testudo horsfieldi*, werden jährlich in großen Mengen nach Mitteleuropa transportiert. Allein Jugoslawien exportierte 1971 nach der BRD 124236 Exemplare (=

30,98 % des gesamten Schildkrötenexportes). An 30 Schulen des Saarlandes wurden 1974 insgesamt 10319 Schüler befragt. Davon waren 1925 (= 18,65 %) Schildkrötenhalter. Höchste Haltungsraten (über 30 %) treten in Gebieten mit hoher Verdichtung auf. Die Mortalitäts- und Verlustrate allein in das Saarland importierter Tiere beträgt in den beiden ersten Haltungsjahren 82,81 %.

Analog zu den Haustieren sind die zahlreichen Garten- und Topfpflanzen zu erwähnen. In mitteleuropäischen Gärten blühen Mahonien (*Mahonia aquifolia*), Phlox (u.a. *Phlox drummondii*), „Essigbäume" (*Rhus* spec.) und Nachtkerzen (*Oenothera* spec.) aus Nordamerika, Dahlien, die 1784 erstmals von Mittelamerika nach Europa eingeführt wurden, Judenkirschen (*Physalis olkekengi*) aus Südamerika, Gladiolen aus Südafrika und dem Orient sowie Flieder (*Syringa*), Sommerflieder (*Buddleja davidii*), Magnolien (*Magnolia precia*) und Chrysanthemen aus Ostasien und Japan.

Unterschiedliche Faktoren bewirken in urbanen Ökosystemen aber nicht nur eine Diminuation und Selektion von Arten und Biozönosen, sondern zugleich mannigfache Veränderungen der Diversität mosaikartig verbreiteter Lebensgemeinschaften. Deshalb läßt sich sowohl die Reaktionsnorm des einzelnen in seiner ökologischen Valenz bekannten Organismus als auch die Veränderung der Diversität von Lebensgemeinschaften als Bewertungskriterium verwenden (MÜLLER, KLOMANN, NAGEL, REIS und SCHÄFER 1975). Artenzahl und Individuenmenge lassen sich z.B. mit der SHANNON-WIENER-Funktion (vgl. S. 151) zur Diversität verknüpfen. Bei Untersuchungen auf belasteten und unbelasteten Standorten zeigte es sich, daß die Diversität als Maßstab für den Grad der Belastung in einem städtischen System herangezogen werden kann.

Auf 16 Langzeituntersuchungsflächen im Verdichtungsraum von Saarbrücken wurden mit der Barberfallenmethode von Mai bis Dezember 1972 45039 Bodenarthropoden gefangen (Formicidae 19367, Coleoptera 12256, Aranea 5478, Isopoda 2445, Diplopoda 1336, Opiliones 1259, Diptera 1055, Orthoptera 714, Collembola 521, Chilopoda 231, Homoptera 202, Heteroptera 104, andere Hymenoptera 71), die sich quantitativ jedoch sehr unterschiedlich auf die einzelnen Flächen verteilen. Die Coleopteren waren mit 12257 nach den Formiciden die individuenreichste Gruppe. Die Familie Carabidae war durch 9003 Individuen in 64 Arten vertreten. 10 der Untersuchungsflächen lagen im Buntsandstein, 6 auf Muschelkalk. Korreliert zu den Bodenarthropoden wurde die Vegetation pflanzensoziologisch bearbeitet sowie der Tagesgang der Temperatur und Evaporation, der pH-Wert, die Staub- und SO_2-Belastung erfaßt. Durch das Fehlen oder Vorhandensein einzelner Arten unterschieden sich die einzelnen Flächen teilweise auffallend. *Abax ater*, eine euryöke „Waldart", kam auf den meisten Wiesenflächen als dominante Art vor, fehlte jedoch überraschend auf anderen, die ihrer Struktur nach mit den vorgenannten vergleichbar waren. Vergleichbare Verhältnisse traten auch bei anderen Arten auf. Erst die Bildung der flächenspezifischen Diversitätswerte ergab eine direkte Beziehung zwischen der Carabiden-Population der einzelnen Standorte und deren spezifischen Belastungen. Ähnliches konnte NAGEL (1975) bei belasteten und unbelasteten Halbtrockenrasen im Saar-Mosel-Raum nachweisen.

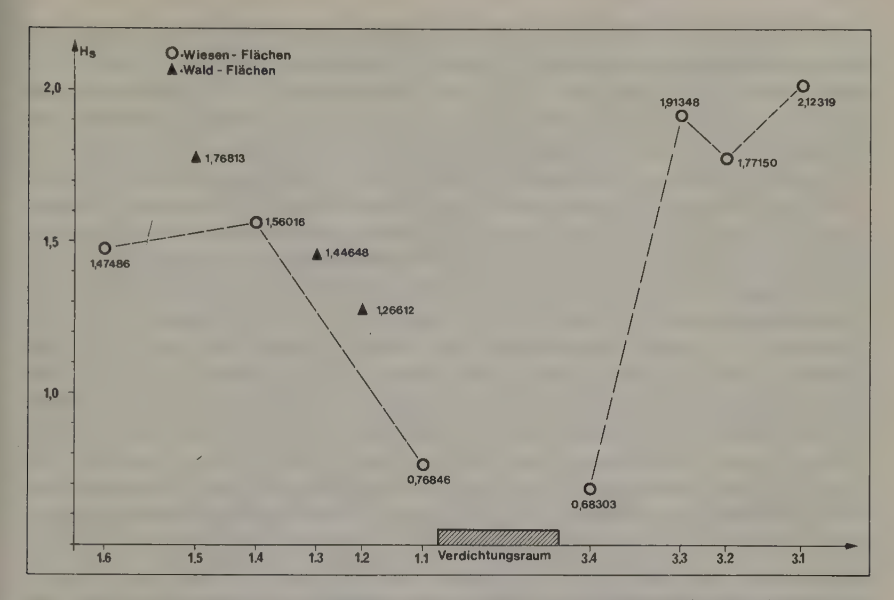


Abb. 110 In der Umgebung von Verdichtungsräumen sinkt die Speziesdiversität (HS-Wert) deutlich ab. Gleiches gilt nicht immer für den Artenreichtum. Als Beispiel wurde der Verdichtungsraum von Saarbrücken gewählt. Auf den Flächen Nr. 1,6 bis 1,1 und 3,4 bis 3,1 (Abszisse) sinkt der HS-Wert (Koordinate) mit Annäherung an den Verdichtungsraum (aus Müller, Klomann, Nagel, Reis und Schäfer 1975)

Über die Reaktionsnormen einzelner Tierarten und Zoozönosen erhalten wir Kenntnis von der ökologischen Wirksamkeit eines bestimmten Immissionstyps in einem städtischen System. Die Kenntnis der Struktur urbaner Biozönosen ist deshalb eine entscheidende Voraussetzung für die Bewertung der Belastung eines urbanen Raumes.

6 Die Evolution der Areale

Erst nach Kenntnis der Struktur eines Areals und seiner funktionalen Beziehungen zur ökologischen und genetischen Struktur der Biosphäre, nach Kenntnis der ökologischen Bindung der Arten und Individuen, ihrer Populationsgenetik und ihrer räumlichen und zeitlichen Verteilung, gelingt es uns, die Arealgenese zu erhellen. Dieser Aufgabe kann die Tiergeographie nur gerecht werden, wenn sie vorurteilslos die Entwicklungsgeschichte der Areale, der Taxa und der Landschaften, durch die diese begrenzt werden, aufklärt. Aus methodischen Gründen muß sie sich dabei besonders der Entwicklungsgeschichte der Areale zuwenden, da sowohl

Landschaftsgeschichte als auch die Entwicklungsgeschichte der Taxa von anderen Wissenschaftszweigen untersucht werden. Die Arbeiten von HENNIG (1950, 1966, 1969), ILLIES (1965), BRUNDIN (1972) und SCHMINCKE (1974) – um nur einige zu nennen – haben wahrscheinlich gemacht, daß phylogenetische Systematik eine wichtige Methode für die Erhellung der Genese von Arealen sein kann. Für die Tiergeographie wäre es in dieser Situation ein Fehler, würde sie behaupten, daß die „phylogenetische Systematik“ die einzige Methode für sie wäre. Sie kann nicht davon ausgehen, daß das rezente Areal eines Taxons – ob es nun apomorphe oder plesimorphe Merkmale besitzt oder nicht – eine homotope Struktur zu seinem Entstehungszentrum oder einem der vielen im Verlauf seiner Evolution möglichen Ausbreitungszentren darstellt. Die Rekonstruktion der Phylogenese, d.h. der Reihenfolge der Merkmalsentstehung und damit der Taxa-Entstehung, setzt eine Ermittlung der zu jeder Verzweigung gehörenden Gruppen voraus und eine Festlegung des relativen Zeitpunktes der jeweiligen Abzweigungsstellen. Für diese von HENNIG entwickelte Methode, die jederzeit die Grenzen ihrer Aussagemöglichkeit erkennt, sind komplizierte und merkmalsreiche Strukturkomplexe und Tiergruppen von besonderer Wichtigkeit, um Synapomorphien und Konvergenzen zu unterscheiden. Auch für die Tiergeographie gilt diese Aussage im übertragenen Sinne. Die Herkunft eines isolierten Areals, eines monotypischen Genus, kann im allgemeinen, zumindest was die tertiäre Entwicklungsgeschichte des Taxons anbelangt, mit chorologischen Mitteln nicht aufgeklärt werden. Das Alter des Vorkommens einer Art an einer bestimmten Erdstelle ist nur in den seltensten Fällen mit dem geologischen Alter dieser Erdstelle gekoppelt. Neben Arealen, die über längere Zeiträume eine große Raumkonstanz aufweisen, existieren andere, die bis in die jüngste Zeit durch eine erstaunlich große Standortdynamik ausgezeichnet sind. Deshalb ist es auch für die Tiergeographie wichtig, ihre chorologische Analyse (vgl. Ausbreitungszentren S. 226) auf solche Gruppen zunächst zu beschränken, die durch hohe Arealdiversität und großen Strukturreichtum ihrer Areale gekennzeichnet sind. Für die „phylogenetische Systematik“ sind Fossilien entbehrlich, um eine Rekonstruktion der Phylogenese durchzuführen, und datierte Fossilien dienen nur dazu, den an rezenten Formen erarbeiteten Stammbaum (Synapomorphieschema) in seiner relativen Zeitenabfolge abzusichern. „Viele Zoologen und wohl die meisten Paläontologen sind der Ansicht, daß Stammesgeschichte in Wirklichkeit nur mit Hilfe von Fossilien, das hieße dann also auch nur bei den Tiergruppen betrieben werden könne, aus denen uns eine hinreichende Zahl von Fossilien bekannt sind. Diese Ansicht ist, schlicht gesagt, falsch, selbst wenn wir ihr einen gewissen Wahrheitsgehalt zugestehen müssen“ (HENNIG 1969, S. 13). Tiergeographie muß sich zur Erhellung der Arealgenese sowohl der phylogenetischen Systematik als auch der Paläontologie bedienen. Daneben besitzt sie aber ihre eigenen chorologischen Methoden, die von der Gegenwart ausgehend in die Vergangenheit vordringen. Wie weit wir die Geschichte mit tiergeographischen Methoden zu erhellen vermögen, wird weiter unten näher ausgeführt. An dieser Stelle erscheint es wichtig, zunächst an einer geologischen Zeitskala zu verdeutlichen, mit welchen Zeiträumen gerechnet werden muß, wenn wir Arealgeschichte betreiben.

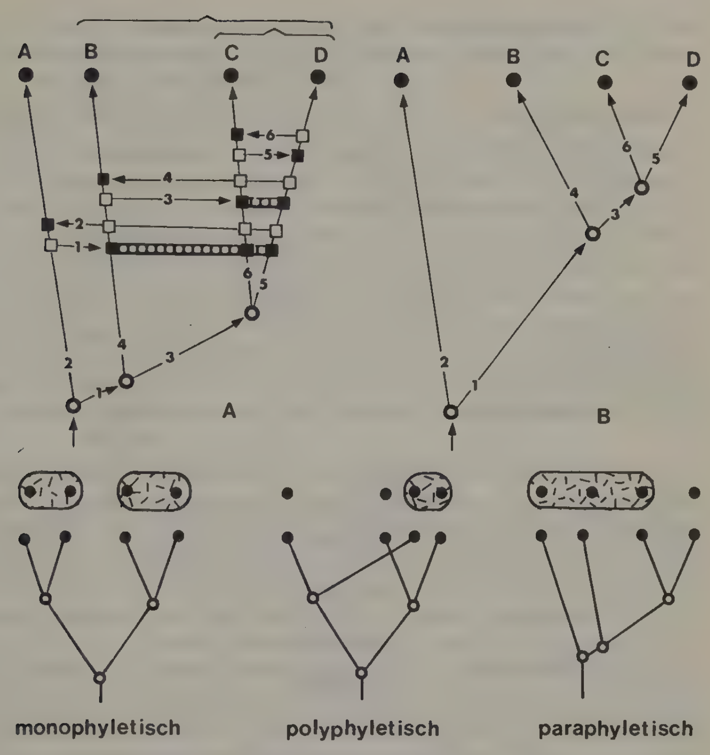


Abb. 111 Phylogenetisches Argumentationsschema von HENNIG.

Zeitalter der Erdgeschichte (rechte Spalte: wahrscheinlicher Beginn in Mill. Jahren; nach THENIUS 1972)

	Quartär	Holozän	0,01
		Pleistozän	2–2,5
		Pliozän	
Känozoikum	Tertiär	Miozän	25
		Oligozän	
		Eozän	
		Palaeozän	65
		Senon	
		Turon	
	Kreide	Cenoman	
		Gault	
		Neokom	135

Mesozoikum	Jura	Malm Dogger Lias	180
	Trias	Keuper Muschelkalk Buntsandstein	220–225
Palaeozoikum	Perm	Zechstein Rotliegendes	280
	Karbon	Oberkarbon Unterkarbon	340–355
	Devon	Oberdevon Mitteldevon Unterdevon	400
	Silur		440
	Ordovizium		500
	Kambrium		570–600
Präkambrium	Algonkium		2000
	Archaikum		>3000

Wenn eine Art oder eine Gattung gegenwärtig in Südamerika verbreitet ist, darf nicht vorausgesetzt werden, daß sie auch dort entstanden ist. Die genaue historische Analyse eines Areals setzt voraus, daß man alle das Areal bedingenden und beeinflussenden Tatsachen seiner gegenwärtigen Umwelt mit der landschaftlichen und evolutiven Dynamik der den Arealen zugrundeliegenden Arten in der Vergangenheit kennt.

6.1 Landbrücken- und Landverschiebungstheorien

Führt man das Vorkommen nahe verwandter Tiergruppen in verschiedenen Gebieten oder Kontinenten, ohne Berücksichtigung ihrer Entwicklung und gegenwärtigen Verdriftungsmöglichkeiten, einfach auf das Vorhandensein ehemaliger Land- oder Wasserbrücken zurück, dann gibt es keine Stelle auf der Erde, die nicht von Brücken überspannt werden kann. Wichtig dabei ist, daß manche dieser Brücken durchaus vorhanden waren, allein mit einem solchen Verfahren nicht bewiesen werden können. Gerade das oftmals leichtfertige „Brückenbauen“ hat der Tiergeographie geschadet.

„Die Fakten geographischer Verteilung, ja selbst die Wege der Zugvögel führen zu stets neuen Hypothesen über verschwundene Kontinente, versunkene Inseln oder Brücken über einstige Meere“ (THOMPSON 1973).

Einige von Tiergeographen konstruierte Brücken sollen hier kurz genannt werden.

Das SCHUCHERT-Land stellte nach Auffassung von SCHUCHERT und IHERING (1927) einen nordamerikanisch-pazifischen Gebirgszug dar, der während der Kreide Nord- mit Südamerika zwischen der Pazifikküste im Westen und dem Missouribecken (das vom Tethys-Meer eingenommen wurde) im Osten verband.

Lemuria war eine von SCLATER und IHERING geforderte kreidezeitliche und frühtertiäre Landbrücke zwischen Madagaskar und Indien. Sie wurde „geschaffen“, um die heutige getrennte Verbreitung zwischen den madegassischen und indischen Halbaffen (Lemuren) erklären zu können. Neuere biogeographische Untersuchungen haben die Eigenständigkeit der rezenten madegassischen Tierwelt gezeigt und nachweisen können, daß ein Großteil von ihr über das Meer einwanderte.

Beringia war bereits zu Zeiten von BUFFON als Beringiabrücke zwischen Eurasien und Nordamerika vermutet. Nach neueren paläontologischen, geologischen und biogeographischen Befunden war Beringia mehrmals während des Tertiärs und während der Kaltzeiten der Eiszeit vorhanden. Über sie erfolgte ein Tieraustausch, der für die Alte und Neue Welt große Bedeutung besaß. Aufeinanderfolgende Meer- und Landablagerungen auf der Bering-Tschuktschen-Plattform mit *Sequoia* u. a. zeigen, daß bereits im frühen Tertiär mehrfach Landverbindungen über die Beringstraße bestanden, die jedoch zu Beginn des Quartärs durch eine marine Überflutung, deren Ausdehnung sich u. a. durch ein altes Strandkliff festlegen läßt (von der arktischen Küste Alaskas bis zum Yukon River), unterbrochen wurden. Die während des Tertiärs noch auf den Pazifik beschränkte Schneckengattung *Neptunea* tritt nun erstmals in atlantischen Ablagerungen auf. Durch Absinken des Meeresspiegels kommt es jedoch während der Kaltzeiten erneut zur Bildung von Beringia, doch zeigen pollenanalytische Befunde, Bohrkerne und C_{14}-Datierungen, daß die Brücke in den Interglazialen überflutet wird und mit Beginn des postglazialen Klimaoptimums, nachdem der Mensch über sie nach Amerika einwanderte, endgültig verschwindet.

Archiplata ist nach Auffassung von IHERING (1927) eine während der Kreide entstandene Landbrücke zwischen einer Südpazifischen Landbrücke (Archinotis) und dem SCHUCHERT-Land im heutigen andinen Südamerika. Über Archiplata kam es während des Tertiärs zu einem Tieraustausch zwischen Nord- und Südamerika.

Archiguiana stellt eine angenommene kreidezeitliche Insel im Gebiet von Venezuela und den Guayanas dar. Die Verbreitung zahlreicher nur durch eine Art bekannter Gattungen (monotypische Genera; u. a. der Sittich *Gypopsitta vulturina*, die Cotingiden *Haematoderus militaris* und *Perissocephalus tricolor*, der Tyrann *Microcochlearis josephinae*) ist deckungsgleich mit dieser „Insel“. Neuere biogeographische Untersuchungen zeigten jedoch, daß diese Verbreitungsbilder durch jüngste Regenwaldverschiebungen zustandegekommen sind.

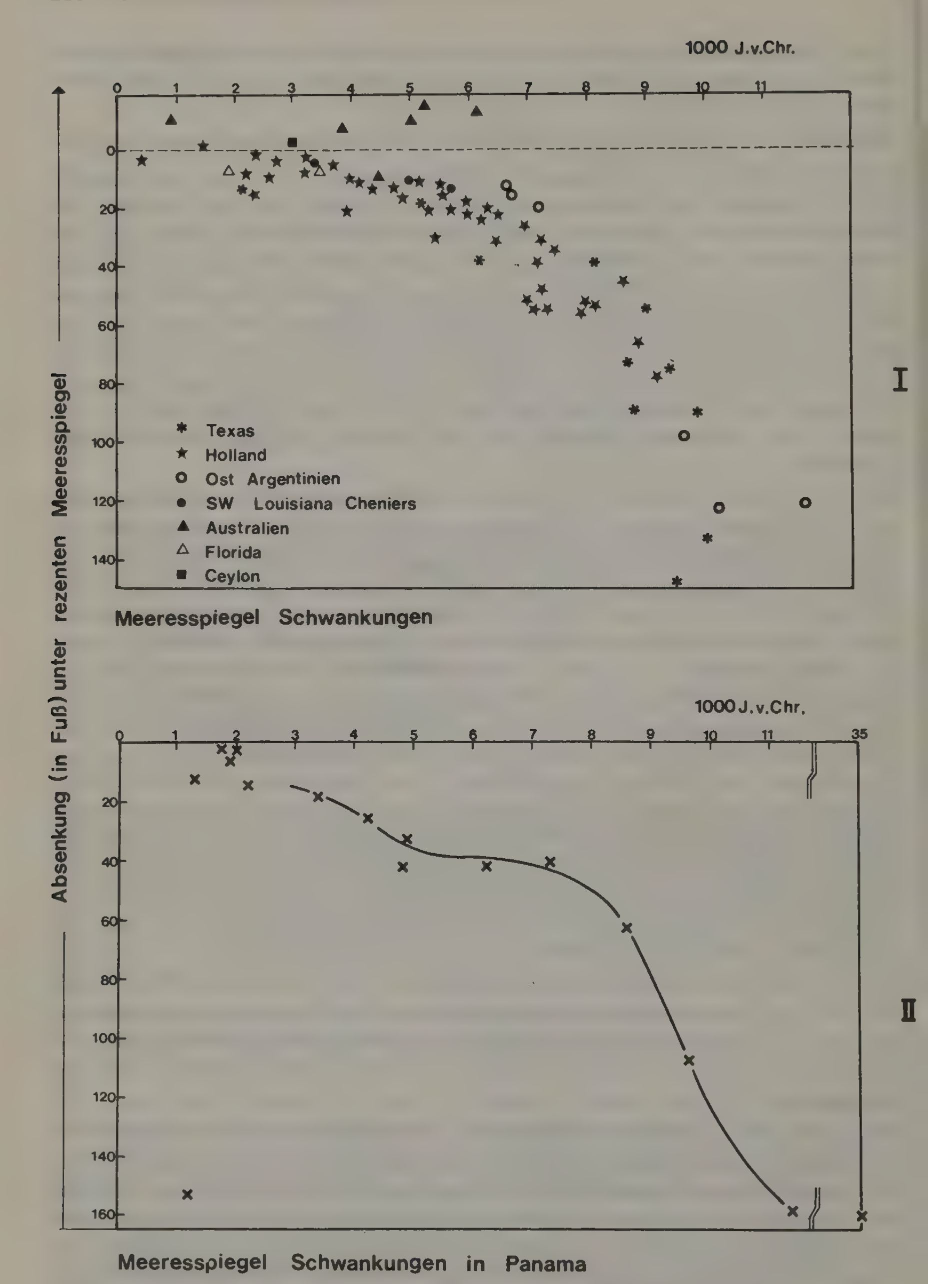


Abb. 112 Quartäre Meeresspiegelschwankungen (nach Bartlett und Barghoorn 1973)

Warmzeitliche Meeres-Terrassen an der Bering-Straße (nach Hopkins 1967, 1972)

Transgression	Höhenlage der Terrasse	Klima im Vergleich zur Gegenwart	Alter	Stratigraphische Einordnung
Krusenstern	etwa wie heute	wie heute	10000 bis < 5000	Spät-Wisconsin bis Postglazial
Woronzof (mit Bootlegger Cove Clay)	vermutlich einige Meter unter N.N.	kälter	14000 bis 15000?	Spät-Wisconsin
Peluk	+ 7 bis 10 m	wärmer	ca. 100000	Sangamon
Kotzebue	+ 20 m	wie heute	120000	Prä-Illinoian
Einahnuhtan	ca. + 20 m	wie heute	< 300000 > 100000	
Anvilian	< + 100 m > + 20 m	wärmer	vermutlich < 1900000 > 700000	
Beringian	?	wesentlich wärmer	letzte Phase vor 2200000	Wende Pliozän-Pleistozän

Die mesozoische Archhelenis soll als Landbrücke das östliche Südamerika über Tristan da Cunha mit dem südwestlichen Afrika verbunden haben. Sie wurde herangezogen, um die Ähnlichkeiten der alten afrikanischen und südamerikanischen Tierwelt erklären zu können. Kosswig (1944) konnte zeigen, daß sich auch durch andere Überlegungen die afrikanischen Verwandtschaftsbeziehungen südamerikanischer Tiere befriedigend erklären lassen. Das gilt sowohl für die Spirostreptiden (Tausendfüßler), die Krallenfrösche, Cichliden, Characiden, zahlreiche Parasiten (*Nesoelecithus*), Ostracoden, Muteliden und die nur fossil bekannten *Mesosaurus*-Arten, deren Areale sowohl Südamerika als auch wesentliche Teile von Afrika umfassen.

Archatlantis (Ihering 1927) soll eine kreidezeitliche Landbrücke gewesen sein, die die Antillen und Florida mit Nordafrika und Südspanien (unter Einschluß der Azoren, Kanaren und Kapverden) verband. Zur Erklärung der beiderseits des Atlantiks auftretenden Trichechidae (Seekühe), die fossil in vorpleistozänen Schichten allerdings unbekannt sind, ist Archatlantis nicht notwendig.

Kanarenbrücke wurde aufgrund geologischer, paläontologischer und phylogenetischer Beziehungen zwischen den ostkanarischen Inseln (u.a. Lanzarote) und dem afrikanischen Kontinentalblock in neuerer Zeit gefordert. Ob es sich dabei um eine „Brücke“ oder um ein „Auseinanderweichen“ handelt, wird gegenwärtig noch diskutiert. „Separation of the eastern Canaries from Africa might have been by rifting, and a land connection might still have existed in the lower Pliocene“ (Sauer und Rothe 1972).

Tyrrhenisbrücke als vermutlich rißglaziale Landbrücke zwischen der Toskana (Italien) und Korso-Sardinien wurde aufgrund verwandtschaftlich naher Beziehun-

gen der Herpetofauna von Biogeographen des vergangenen Jahrhunderts und der Gegenwart gefordert. Weitere Landbrücken unterschiedlichen Alters (u.a. Korso-Sardinien mit Afrika = Galita-Brücke; Korso-Sardinien – Balearen mit Spanien = Balearen-Brücke; Korso-Sardinien mit Provence = Provence-Brücke) wurden in diesem Gebiet angenommen, um die unterschiedlichen Faunenbeziehungen zu interpretieren. Bisher fehlen gezielte Untersuchungen zur passiven Verschleppbarkeit der Taxa dieses Raumes. Pleistozäne Faunen von Nordafrika und Sizilien sprechen zumindest gegen eine würmglaziale Landbrücke zwischen Sizilien und dem afrikanischen Kontinent. „Au contraire, faune d'Afrique et faune de Sicile sont bien individualisées et bien différentes, et les points de contact entre elles sont trop sporadiques pour être significatifs" (Vaufrey 1929). Abfolge und Alter der pleistozänen Säugerfaunen mediterraner Inseln lassen sich, obwohl wir ungenügend über die ökologische Valenz einzelner Arten (u.a. Elefanten) unterrichtet sind, als Indikator für Festlandverbindungen heranziehen, obwohl im einzelnen über die Art des Transportweges zwischen Festland und Insel meist nur wenig ausgesagt werden kann. So lassen sich z.B. die pleistozänen Säugetierfaunen von Kreta deutlich in eine ältere Stufe mit *Kritimys* und eine jüngere Stufe mit *Mus minotaurus* gliedern (Kuss 1970).

Die *Kritimys*-Stufe umfaßt einen älteren Abschnitt mit *Elephas antiquus* und dem mittelmäßig verzwergten *Hippopotamus creutzburgi* und einen jüngeren Abschnitt mit einem stark verzwergten Flußpferd. Auch die *Mus minotaurus*-Stufe weist eine Zweigliederung auf.

Beide unterscheiden sich vor allem in der Evolutionshöhe der Hirschgeweihe. Am Beginn dieser Stufe wanderten *Elephas creutzburgi, Mus minotaurus,* ein großer Cervide, und vermutlich ein Hominide ein, nachdem zuvor *Kritimys, Hippopotamus* und *Elephas creticus* ausgestorben waren.

Eine bereits von Biogeographen des vergangenen Jahrhunderts geforderte kreidezeitliche und frühtertiäre Landbrücke ist Archinotis. Sie verband das südliche Südamerika über die Antarktis und die südpazifischen Inseln mit Neuseeland und Australien.

Hooker (1847) forderte bereits im vergangenen Jahrhundert ähnlich wie Ruetimeyer (1867) eine landfeste Verbindung zwischen Australien und Südamerika über die Antarktis hinweg. Ortmann (1901), Meisenheimer (1904) und Osborn (1910) lieferten zu Beginn dieses Jahrhunderts weiteres biogeographisches Material für die Existenz einer südpazifischen Landverbindung. Wittmann (1934) kam aufgrund seiner Untersuchungen zu folgender Auffassung:

„Die antarktischen Beziehungen werden verständlich, sobald man die Verknüpfung durch eine Inselbrücke oder einen Brückenkontinent herstellt. Die Inselbrücke ist aber aus ökologischen Gründen nicht wahrscheinlich, der Brückenkontinent aus geophysikalischen Gründen unhaltbar. Es sind also die antarktischen Beziehungen nur erklärbar bei Annahme einer Epeirophorese."

Diese Landverbindung wird auch heute noch von Biogeographen gefordert, um die nahe Verwandtschaft der beiderseits des Südpazifiks verbreiteten Tier- und Pflanzengruppen sinnvoll erklären zu können. Das gilt zum Beispiel für die

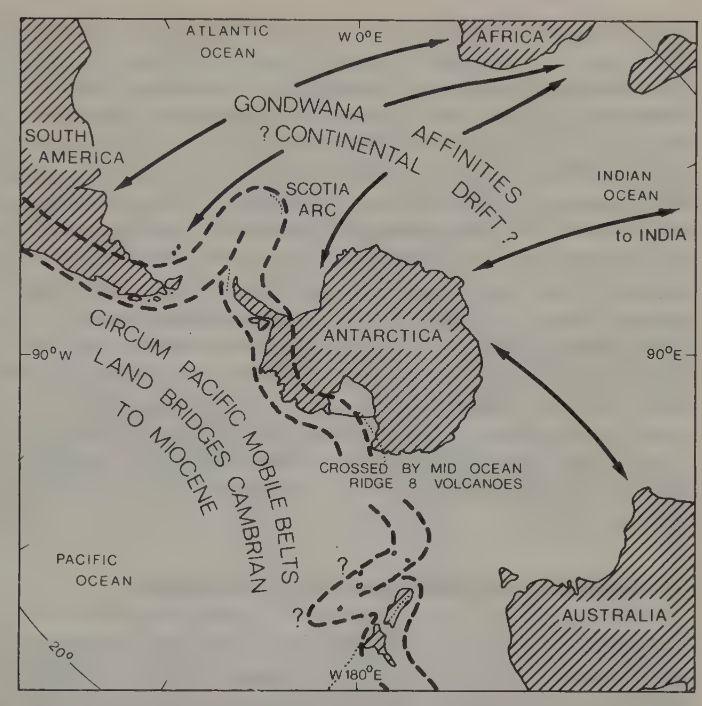


Abb. 113 Antarctica während der Kreide (nach HARRINGTON 1965; aus MÜLLER 1974)
Fragmente von Gondwana sollen nach dieser Vorstellung gegen den „Zirkumpazifischen Bogen" gedriftet sein, der elastisch zurückwich

Südbuchen (*Nothofagus*), die Süßwasserkrebsfamilie Parastacidae, Steinfliegen der Familie Eustheniidae, Zuckmücken (Chironomidae), Landschnecken (Bulimulidae) und Schlangenhalsschildkröten (Chelidae). Allerdings muß einschränkend darauf hingewiesen werden, daß wir von einigen der in Frage kommenden Tier- und Pflanzengruppen entweder nichts über ihre ökologische Valenz wissen oder aber annehmen können, daß passive Verdriftung nicht ausgeschlossen werden kann.

Geologen haben gegenwärtig entscheidende Tatsachen zusammengetragen, die die Auffassung von WEGENER (1929) über die Verschiebung der Kontinente stützen. Dadurch erhält Gondwana erneut Bedeutung. Gondwana war ein palaeozoischer Kontinent auf der Südhalbkugel, der Südamerika, Afrika, Madagaskar, Indien und Australien umfaßte, und der nach Auffassung von WEGENER durch die Kontinentalverschiebung zerrissen wurde. Seine Lagebeziehungen bieten einen Schlüssel zur Erklärung der Verbreitung zahlreicher mesozoischer Tier- und Pflanzenarten (z. B. für die Gondwanaflora mit *Glossopterys*, für die *Mesosaurus*-Gruppe). Nordwestlich von Gondwana lag der Urkontinent Laurasia (Nordamerika, Grönland, Skandinavien, Teile Sibiriens). Nach WEGENER setzt sich Laurasia bis ins Mesozoikum aus zwei vom Tethysmeer abgeschlossenen Kontinentalblöcken

zusammen, von denen der eine die nördlichen Teile Nordamerikas umfaßte (Laurentia), der andere ein Vorläufer Eurasiens (Angaria) war. Die Entwicklungsgeschichte permischer und mesozoischer Reptilien kann korreliert werden mit dem angenommenen Trennungsgrad der Kontinente während dieser Erdzeiten. Während die Schildkrötenartigen (u.a. *Eunotosaurus*), die Mesosauria, Eosuchia, Rhynchocephalia und Ornithischia ihre Entwicklung und Aufspaltung in Gondwana durchliefen, nahmen die Sauropterygia und Therapsida ihren Ursprung in Laurasia. Die Bedeutung der Laurasia- und Gondwana-Länder für die Interpretation war innerhalb der Biogeographie lange Zeit umstritten.

NELSON (1969) wies darauf hin, daß der Wert der historischen Biogeographie abhängt von der „Nachvollziehbarkeit" ihrer Ergebnisse. Die geophysikalischen Untersuchungsergebnisse der letzten Jahre haben durch die grundsätzlichen Arbeiten von HENNIG (1960), BRUNDIN (1966) und ILLIES (1965) auch durch die Tiergeographie wichtige Hinweise erhalten. Die Entwicklungsgeschichte der Arten wurde durch HENNIG zum Zeiger für die Entwicklung von Ländern und Landschaften. Nur sie hat eine tiefere Bedeutung für die Tiergeographie, obwohl sie nicht für sich allein genommen chorologische Probleme befriedigend zu klären vermag.

6.2 Inselbiota als Indikatoren der Arealdynamik

Den geologischen Ereignissen steht eine oftmals außerordentlich große Arealdynamik gegenüber. Arten und Individuen können weltweit verdriftet werden. Erst eine genaue Untersuchung der Verbreitungsmittel, über die eine Art verfügt, macht sie für tiergeographische Aussagen bedeutsam.

Vor allem die Untersuchung von Inseln hat zu einem tieferen Verständnis der Ausbreitungsmöglichkeiten einzelner Arten geführt. Gerade bei Inselfaunen konnte die Biogeographie grundlegende Vorgänge wie Besiedlungsgeschichte, Ausbreitung, Wirkung von Konkurrenzfaktoren, Anpassungsprobleme, Verdrängungs- und Aussterberaten erhellen und damit wichtige Belege für die Evolutionsforschung erbringen. Zwischen Inselgröße, Speziesdiversität und Populationsdichte bestehen enge Zusammenhänge. Auch zwischen Inselgröße und Artenzahl besteht eine direkte Korrelation. Sie läßt sich durch die Formel $S = CA^Z$ ausdrücken. (S = Anzahl der Arten, A = Flächeninhalt der Insel, C = populationsabhängiger Faktor, Z = empirisch bestimmter Parameter in der Größenordnung zwischen 0,2 und 0,35.)

Beispiel:

Insel	Margarita	Coche	Cubagua
Größe (km^2)	933,83	43,087	22,438
Vogelarten	147	11	9
a) Nichtsperlingsvögel	105	8	5
b) Sperlingsvögel	42	3	4

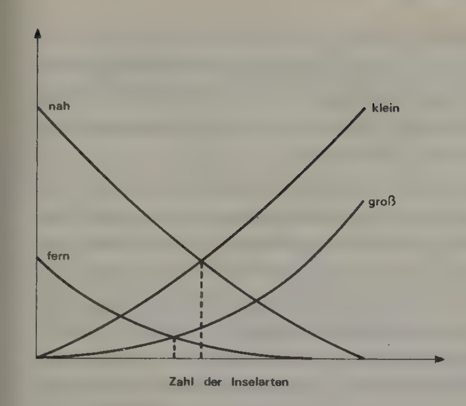


Abb. 114 Die Zahl der Inselarten ist, gemäß der Equilibrium-Theorie von MacArthur und Wilson (1963), direkt korreliert mit der Arealgröße und Entfernung der jeweiligen Insel

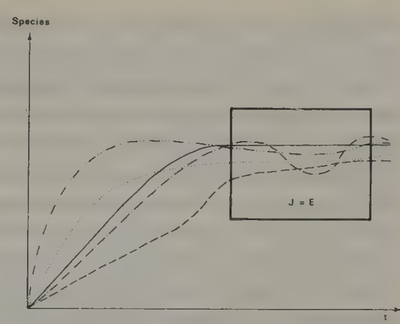


Abb. 115 Beziehung zwischen Artenzahl, Inselgröße und Zeit. Nach einer bestimmten Zeit (korreliert zur Inselentfernung, Inselgröße, Fähigkeit der Arten u.a.) ist eine Insel besiedelt und erreicht eine weitgehend konstante Artenzahl. Die Immigrationsrate (I) von Neubesiedlern entspricht der Extinktionsrate (E) von älteren Inselarten (aus Müller 1974)

Zusammenhängende biogeographische Fragen lassen sich auf Inseln leichter untersuchen, und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß gerade durch die Inselbiogeographie in neuerer Zeit eine Fülle quantitativer Methoden und experimenteller Ansätze in die Biogeographie eingeführt wurde. Inselfaunen können als Zeiger für die Dynamik der Verbreitung verwandter Arten auf dem Kontinent verwandt werden; sie vermögen erd- und klimageschichtliche Tatsachen zu erleuchten und aufzuhellen und führen damit zu einem tieferen Verständnis der gegenwärtigen landschaftlichen Verhältnisse (Müller 1969, 1972).

Preston (1962), MacArthur und Wilson (1963) entwickelten die Equilibrium-Theorie. Sie besagt, daß auf Inseln ein Gleichgewicht besteht zwischen der Zahl der auf eine Insel neu einwandernden und der aussterbenden Arten. Auch wenn man voraussetzt, daß ein vollkommenes Gleichgewicht zwischen Einwanderung und Aussterberate nur annähernd erreicht wird, ist diese Vorstellung von großem Nutzen. Sie ermöglicht Voraussagen und experimentelle Überprüfung. Der Erfolg der Erstbesiedlung einer Insel ist abhängig von Größe und Entfernung der Insel von der Besiedlungsquelle. Eine Besiedlungskurve kann entsprechend dieser Tatsache sehr unterschiedlich ansteigen. Mit der Zeit erreicht sie jedoch, abhängig von der Inselgröße und ihrer ökologischen Ausstattung, den Höhepunkt. Weitere Arten können erst wieder hinzukommen, wenn eine Auslöschung bereits vorhandener Arten einsetzt. Von Wilson und Simberloff (1969) wurde die Equilibrium-Theorie auch experimentell überprüft. Zahlreiche neuere Arbeiten wurden durch die Theorie von MacArthur und Wilson (1963) angeregt. Bei anderen Inseln, deren Isolationsalter und geologisches Alter feststeht, kann die Besiedlungsgeschwindigkeit untersucht werden.

Ein sehr schönes Beispiel hierfür bietet das 2,7 km^2 große Surtsey (63° 18′ N, 20° 36′ 30 W), eine Insel 30 km südlich von Island, die am 14. November 1963 durch einen untermeerischen Vulkanausbruch entstand. Die natürliche Besiedlung der ursprünglich lebensfreien Insel wurde seit 1964 durch zahlreiche Biologen und seit 1965 durch die Surtsey Research Society untersucht.

Ihre Arbeitsergebnisse werden seit 1964 in den Surtsey Research Progress Reports in Reykjavik veröffentlicht. Die Surtsey nächstgelegene kleinere Insel ist das 5 km entfernte Geirfuglasker. Das erste am 14. Mai 1964 auf der Insel beobachtete Insekt war eine Chironomide, *Diamesa zernyi.* Im Herbst 1964 wurde eine Noctuide, *Agrotis ypsilon*, gefangen. Bis 1968 konnten 70 lebende Arthropoden auf der Insel gesammelt werden, unter denen die Dipteren mit 43 Arten überwogen. Im Gegensatz zu den Gliederfüßlern, die überwiegend durch die Luft herangetragen wurden, kamen die bis 1968 festgestellten fünf höheren Pflanzen über das Meer nach Surtsey. Dazu gehörten *Cakile edentula, Cakile maritima, Elymus arenarius, Honckenya peploides* und *Mertensia maritima.* 1968 hatte noch keine Flechtenart Surtsey erreicht. Dagegen wurden zahlreiche Landalgen auf der kleinen Insel nachgewiesen. Surtsey ist ein sehr schönes Beispiel dafür, wie zufallsbedingt auf einer sterilen Insel ein neues Ökosystem aufgebaut werden kann.

Ein weiteres Beispiel ist Krakatau. Die 832 m hohe Vulkaninsel Krakatau liegt 40 km westlich von Java. Auf ihr wurde am 26./27. August 1883 durch einen Vulkanausbruch das pflanzliche (die Insel war bis zur Spitze mit Wald bedeckt) und tierische Leben vernichtet und das ursprüngliche Inselgebiet von 32,5 auf 10,67 Quadratkilometer verkleinert. 1886 wurden auf der Restinsel 27, 1897 bereits 62 und 1906 insgesamt 114 höhere Pflanzen festgestellt, die zum größten Teil durch die Luft herangetragen wurden (die Insel Sibesia liegt in 18,5 km Entfernung). 1889 kamen 40 Arthropoden, 2 Reptilien und 16 Vogelarten vor, und im Jahre 1923 stellte man annähernd 500 Arthropoden, 7 Landgastropoden, 3 Reptilien (darunter eine Schlange), 26 Brutvögel und 3 Säugerarten (2 Fledermäuse, eine Ratte) fest. Surtsey und Krakatau verdeutlichen in ihrer Artenzusammensetzung, daß Organismen über sehr unterschiedliche Ausbreitungsfähigkeiten während einzelner Entwicklungsstadien verfügen. Sie zeigen zugleich, daß die „ökologische Valenz“ den Ausbreitungsvorgang einer Art entscheidend bestimmt. Obwohl manche Arten es könnten (u.a. Flugfähigkeit), machen sie von ihren Ausbreitungsmöglichkeiten keinen Gebrauch, während andere offensichtlich einen regelmäßig auftretenden Anteil im Luftplankton darstellen. Solche Inseln lassen uns vor allem das Zustandekommen anderer Inselfaunen verstehen, deren zeitliche Einordnung häufig Schwierigkeiten bereitet. Hier sollen zwei ozeanische, also außerhalb des Schelfmeeres gelegene, Inselgruppen erwähnt werden – Hawaii und die Galapagos.

Die etwa 16680 km^2 großen Hawaii-Inseln wurden aufgrund ihrer besonders endemitenreichen Tierwelt von manchen Wissenschaftlern als eigenständiges Tierreich angesehen. Diese pazifische Inselgruppe, pliozänen Alters, ist vulkanischen Ursprungs und stand niemals in landfester Verbindung. Die vorkommenden Tierarten wanderten über See ein und entwickelten sich zu besonderen Arten. Das gilt zum Beispiel für die nur auf Hawaii vorkommende Vogelfamilie Drepaniidae (11 Genera, 21 Spezies) und die Schneckenfamilie Achatinellidae und Amastridae.

ZIMMERMANN (1948) lieferte eine ausführliche Darstellung der hawaiischen Wirbellosen. Süßwasserfische, Amphibien und zahlreiche Wirbellose (u.a. Achatschnecke *Achatina fulica*) wurden erst vom Menschen eingeführt. MAYR (1943) und AMADON (1950) beschrieben die Entwicklung der Vogelfauna auf Hawaii.

Ähnliche geologische Voraussetzungen wie auf Hawaii bestehen auch auf den Galápagos. Die Galápagosfauna ist die am besten untersuchte Inselfauna. Sie gab bereits Charles DARWIN erste Anregungen zu seiner Evolutionstheorie. Hier erkannte er die Bedeutung der räumlichen Trennung für die Artbildung. Die Wirbeltierfauna von Galápagos ist durch das Fehlen von Amphibien und primären Süßwasserfischen ausgezeichnet. Der blinde Brotulide *Caecogilbia galapagosensis* lebt in Höhlen mit unterschiedlichem pH (5,8 bis 6,2) und stark schwankendem Salzgehalt (2,97 bis 8,71 ‰). Die übrigen Arten weisen sehr enge Beziehungen zum andinpazifischen Raum, nach Zentralamerika und in weit geringerem Maß zu den Antillen auf.

Der endemische Leguan *Amblyrhynchus cristatus* kommt auf den innerhalb der 200-Meter-Meerestiefenlinie gelegenen Inseln Narborough, Albemarle und Indefatigable in untereinander nächstverwandten Rassen vor, während auf James die stärker gekennzeichnete *mertensi*-Rasse lebt. Neben *Amblyrhynchus* existiert noch eine weitere endemische Leguangattung, *Conolophus* auf Galápagos. Die nächsten Verwandten der beiden Arten sind in Mittel- und Südamerika verbreitet (*Ctenosaurus, Cyclurus, Iguana*). Die übrigen Galápagos-Reptilien lassen sich nicht als besondere Gattungen von Festlandsgruppen trennen, und ihre nächsten Verwandten sind andinpazifische Faunenelemente.

Hierzu gehören der Erdleguan *Tropidurus* und die Schlangengattung *Dromicus*, die sich auf drei Formenkreise aufgliedert (*Dromicus biserialis, D. dorsalis* und *D. slevini*) und sich von dem andinpazifisch verbreiteten *Dromicus chamissonis*, der Schuppengruben besitzt, wie sie für die Galápagosschlangen bezeichnend sind, ableiten läßt. Die Verbreitung der Galápagosgeckos schließt sich widerspruchsfrei jener der übrigen Reptilien an, doch ist das Fehlen von Geckoarten auf Narborough auffallend. Die Tatsache, daß ein Artengefälle von Osten (Chatham) nach Westen (Wenman) vorliegt (von Chatham kennen wir die Arten *Phyllodactylus darwini, Phyllodactylus leei* und *Gonatodes collaris*, auf allen übrigen Inseln jeweils nur eine Art der Gattung *Phyllodactylus*), ist als Hinweis auf die Einwanderungsrichtung der Galápagosgeckos zu verstehen.

Auch die Galápagos-Riesenschildkröten (*Geochelone elephantopus*) lassen sich von festländischen südamerikanischen Stammeltern ableiten. In diesem Zusammenhang ist das Vorkommen einer Riesenschildkröte (*Testudo cubensis*) aus dem Pleistozän von Cuba erwähnenswert, die den Galápagosschildkröten stark ähnelt. Aus dem argentinischen Pleistozän ist *Testudo praestans* bekannt, die sowohl die Merkmale von heute lebenden Arten als auch von *T. cubensis* besitzt und die als mögliche Ausgangsgruppe in Betracht kommt. Es gibt viele Anzeichen dafür, daß die Riesenschildkröten von Galápagos erst frühestens zu Beginn des Pleistozäns die Inselgruppe schwimmend erreichten. Die 89 Brutvögel der Galápagos sind ebenfalls über See eingewandert. Das gilt sowohl für den flugunfähigen Kormoran

Nannopterum harrisi und den Pinguin *Spheniscus mendiculus* als auch für die endemischen Mōwenarten *Creagrus furcatus* und *Larus fuliginosus*, die Spottdrosseln der Gattung *Nesomimus* und die Darwinfinken, die in 14 Arten die Inseln (incl. Cocos-Inseln) bewohnen. Die Galápagosfinken haben wahrscheinlich mit der festländischen Gattung *Tiaris* gemeinsame Vorfahren. Auffallend bei der Galápagos-Vogelfauna ist das Fehlen von Kolibris.

Die Säugetiere der Galápagos setzen sich, abgesehen von der Pelzrobbe *Arctocephalus galapagoensis*, nur aus Kleinsäugern zusammen (*Lasiurus brachyotis, Lasiurus cinereus, Rattus rattus, Mus musculus, Megalomys curioi, Nesoryzomys indefessus, Nesoryzomys darwini, Nesoryzomys swarthi, Nesoryzomys narboroughi, Oryzomys galapagoensis, Oryzomys bauri*).

Ähnliche Bedeutung wie die Inselbiota für die Biogeographie besitzen auch andere, geographisch streng isolierte Kleinpopulationen. Hierzu gehören besonders Hochgebirgspopulationen mit einem „Insel-Verbreitungsmuster“ und Höhlenpopulationen.

„Auch für die Entstehung der Lebewelt der Höhlen und der unterirdischen Gewässer gelten keine anderen Ursachen als für diejenige oberirdischer Lebensräume. Auch für sie sind also die einzigen Entwicklungsfaktoren Auslese und Isolation, die an einem Material angreifen, das durch die natürliche erbliche Variation der Organismen geliefert wird, die ihrerseits ausschließlich durch richtungsloses Mutieren zustande kommt. Daß diese Variabilität in Höhlen anders zusammengesetzt ist als oberirdisch, darf dabei nicht weiter wundernehmen, da hier bestimmte Degenerationsformen (mit Augen-, Pigment- und Flügelverlust) gleich gut zu existieren vermögen wie normale, während solche oberirdisch durch die Einwirkung der Auslese fast immer ausgemerzt werden, ehe sie zur Fortpflanzung kommen. So ist gerade diese abgelegene Gruppe von Lebewesen infolge ihrer besonderen Eigenart geeignet, einen besonders eindeutigen und eindrucksvollen Beitrag zu unserem Wissen von dem großen Entwicklungsgeschehen, dem alle Lebewesen ohne Ausnahme ihre Entstehung verdanken, zu vermitteln“ (DE LATTIN 1941, p. 297).

Höhlen besitzen geringere Umweltschwankungen als oberirdische Lebensräume (geringe Temperaturschwankungen, annähernd konstante Luftfeuchtigkeit, fehlende stärkere Luftbewegungen, dauernde Dunkelheit u. a.). Ähnlich wie andere isolierte Populationen haben sie deshalb besonders zu einer historischen Interpretation angeregt. Dennoch sollten die rezent-ökologischen Faktoren dabei immer beachtet werden. So verdeutlicht eine Analyse von 48 Tessiner Höhlen, daß eine direkte Korrelation zwischen Raumdiversität und Isolation, deren Qualität und Dauer, sowie der Spezies-Diversität und der Endemismenzahl vorhanden ist. Die Größe des in den Höhlen vorhandenen Wasserkörpers und dessen Nährstoffversorgung (u. a. durch Fledermausguano) regulieren Artenzahl und -dichte der Höhlenpopulationen (VUILLEUMIER 1973).

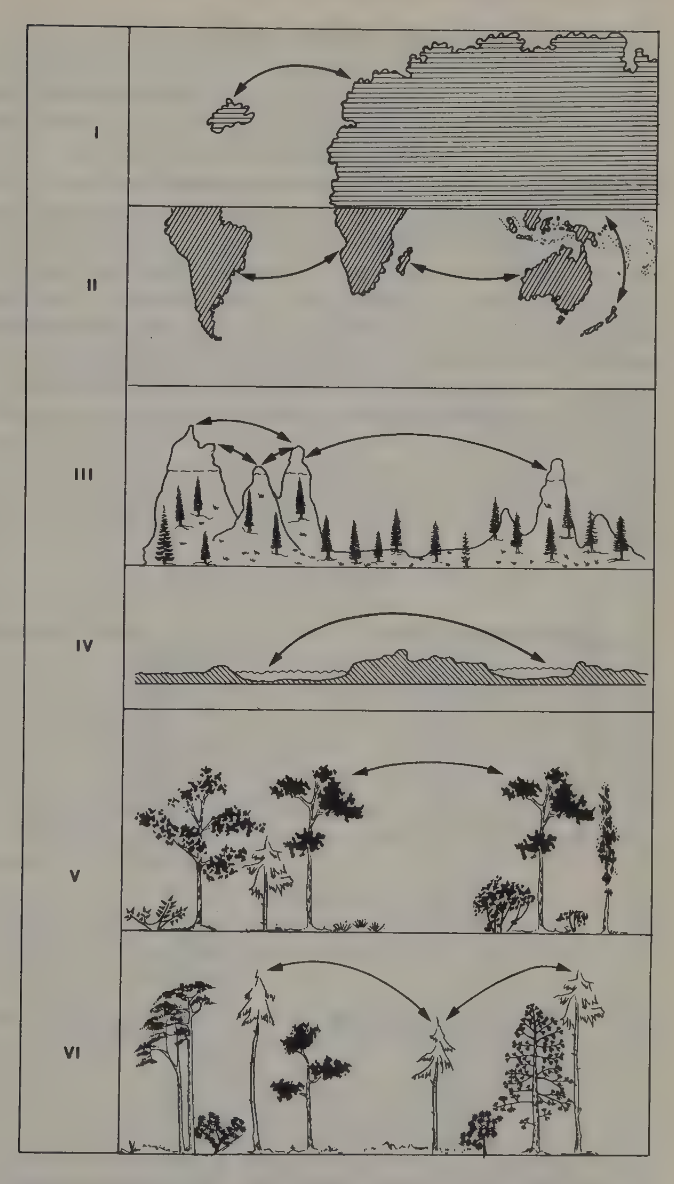


Abb. 116 Die biogeographische „Inseltheorie" läßt sich auch auf Habitatinseln (z. B. isolierte Hochgebirge, Seen, Baumgruppen, einzelne isolierte Baumarten) des Festlandes übertragen. Viele Festlandpopulationen besitzen durch ihre Bindung an bestimmte ökologische Raumstrukturen ein „Insel-Verbreitungsmuster"

6.3 Analyse von Ausbreitungszentren

Entwicklungsgeschichte der Landschaften, Ökologie und Evolution der Tiere lassen sich wechselseitig erhellen durch eine Methode, die von REINIG (1937) und DE LATTIN (1956) aufgezeigt wurde. Es handelt sich dabei um die Aufklärung und lagemäßige Erfassung der Ausbreitungszentren der Tiere.

Ausbreitungszentren sind Räume, in denen Tiere und Pflanzen ungünstige Umweltbedingungen (Trockenzeiten, Eiszeiten, Konkurrenzdruck anderer Arten u. a.) überdauerten. Dabei kann ein Raum nur als Ausbreitungszentrum Bedeutung besitzen, wenn die Gesamtheit der in ihm wirkenden Lebensbedingungen auf die Dauer gesehen keine Auslöschung der in ihm vorhandenen Lebensgemeinschaften bewirkt. Ausbreitungszentren sind während ihrer Entstehung also Rückzugsgebiete. Populationen befinden sich in ihnen während der Dauer der ungünstigen Umweltbedingungen in einem von anderen Räumen und anderen Populationen abgeschlossenen Gebiet.

Damit wird jedoch eine Voraussetzung für Art- und Rassenbildung in Kraft gesetzt, die geographische Trennung (Separation) ursprünglich einheitlicher Populationen.

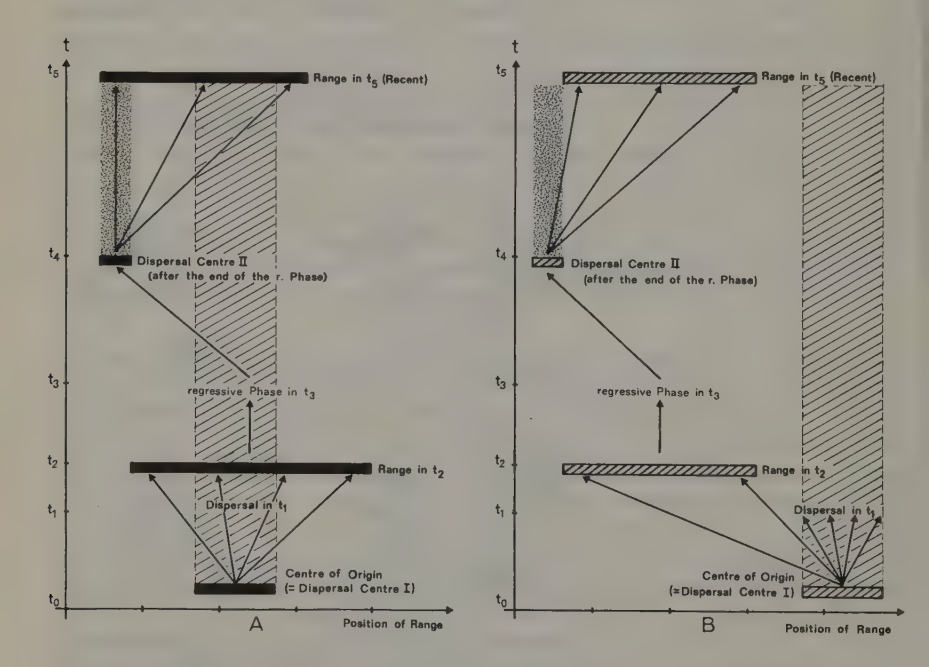


Abb. 117 Mögliche Korrelationen zwischen dem rezenten Areal einer Art, ihrem Entstehungszentrum und ihren Ausbreitungszentren im Verlauf ihrer Evolution (t). Die Analyse von Ausbreitungszentren erbringt zunächst nur Aufklärung über Plesio- oder Apochorie des letzten Ausbreitungszentrums (aus MÜLLER 1974)

Die Ergebnisse, die durch die Untersuchung und Aufklärung von Ausbreitungszentren erhalten werden, besitzen nicht nur Bedeutung für die Tiergeographie. Sie tragen zum Verständnis der Entwicklung der Lebewesen bei, vermögen erd- und klimageschichtliche Tatsachen zu beleuchten und aufzuhellen und führen damit zu einem tieferen Verständnis der gegenwärtigen landschaftlichen Verhältnisse.

Die Bedeutung der Ausbreitungszentren für die Evolutionsforschung ist damit ebenso groß wie ihre Bedeutung für die Geographie. Ein Ausbreitungszentrum in der Pampa Argentiniens, das von endemischen Tierarten bewohnt wird, die an waldfreie Landschaften angepaßt sind, spricht gegen die Auffassung, daß vor Ankunft des Menschen die Pampa ein Waldland war. Voraussetzung für die Richtigkeit dieser Feststellung ist jedoch der zunächst zu erbringende Nachweis, daß die betreffenden Tiergruppen in dem Gebiet ihr Ausbreitungszentrum besitzen. Sind die vorkommenden Tiergruppen nicht durch besonders differenzierte Populationen (u. a. Subspezies, Semispezies) vertreten, wird dieser Nachweis Schwierigkeiten bereiten. Wir hatten ja bereits gesagt, daß Arten nebeneinander im gleichen Gebiet vorkommen können, ohne ihre artlichen Eigenschaften aufzugeben. Man kann sich vorstellen, daß eine Art an irgendeiner Erdstelle entstanden ist, durch eine Reihe von Zufällen in ihrem Entstehungsgebiet ausstarb und sich in einem oder mehreren Gebieten erst in jüngster Zeit ansiedelte. Das gegenwärtige Verbreitungsgebiet einer Art braucht noch lange nicht in ihrem Entstehungsraum zu liegen oder ihn auch nur zu berühren. Deshalb ist es notwendig, die Verbreitungsgebiete daraufhin zu untersuchen, ob sie in der Nähe des Entstehungsgebietes einer Art liegen (= plesiochor), oder ob sie sich im Verlauf der Entwicklungsgeschichte einer Art sehr weit von dem Entstehungszentrum entfernt haben (= apochor; vgl. MÜLLER 1972). Da die Klärung dieser Fragen für höhere systematische Einheiten (Gattungen, Familien) von einer lückenlosen Darstellung ihrer Entwicklungsgeschichte abhängig ist, die jedoch nur für wenige Tiergruppen bisher befriedigend gelöst wurde, erscheint es vorerst sinnvoll, die Untersuchung von Ausbreitungszentren nur auf Arten (= Spezies), Superspezies und geographische Rassen (Subspezies) zu beschränken.

Subspezies und Semispezies haben eines gemeinsam: sie sind bezogen auf das zuletzt funktionsfähige Ausbreitungszentrum einer Population oft plesiochor. Ein Subspezies- oder Superspeziesareal liegt damit häufig im Gebiet des Ausbreitungszentrums der entsprechenden Population.

Die Ausbildung von Rassen ist jedoch, darauf muß nochmals hingewiesen werden, nicht ausschließlich an geographische Isolation ursprünglich einheitlicher Populationen gebunden. Rassen können auch durch Einwanderung von Populationen in Lebensräume mit stark abweichenden Umweltbedingungen und im Arealgrenzbereich (peripher) entstehen. Bereits WAGNER (1868) hat in seiner Migrationstheorie diese Vorstellung entwickelt. Sie geht davon aus, daß die unterschiedliche Entwicklung von Populationen gesteigert wird, sobald diese in neue Lebensräume einwandern. In den ursprünglichen Populationen vorhandene, den neuen Bedingungen besser angepaßte Typen (= praeadaptierte Typen) setzen sich hierbei aufgrund der für sie günstigeren Umweltbedingungen (Selektion) in den neueroberten Lebensräumen schnell durch und prägen nach kurzer Zeit das Bild der

Abb. 118 Die drei Grundtypen der Rassenbildung (nach MÜLLER 1974)

Population. So kann es zu einer sehr schnellen Rassenbildung kommen, wie wir sie z. B. vom erst gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts nach Nordamerika eingeschleppten Haussperling kennen. Die Beziehungen zwischen refugialen Arealphasen, Arealdynamik, Wanderungen und Differenzierung lassen es sinnvoll erscheinen, drei Typen der Subspeziation deutlich zu trennen:

1. die *refugiale Subspeziation*,
2. die *extrarefugiale Subspeziation* und
3. die *periphere Subspeziation*.



Die periphere Subspeziation kann durch Schwankungen der Arealgrenzen aber auch, worauf REINIG (1970) aufmerksam machte, durch *Suppression* erfolgen, worunter er die Unterdrückung phylogenetisch älterer Subspezies durch jüngere mit dominanten Allelen ohne Mitwirkung der Selektion impliziert.

Phylogenetisch ältere periphere Rassen wären danach Restpopulationen ursprünglich weiter verbreiteter Subspezies, die von jüngeren im Arealzentrum „überwandert" wurden. Diese älteren Typen müssen jedoch nicht ausschließlich am geographischen Rand des Areals gehäuft auftreten, sondern können ebenso im Bereich ökologischer Grenzen (z. B. Gebirge) innerhalb des Verbreitungsgebietes erhalten geblieben sein. Diese einschränkenden Hinweise sind notwendige Voraussetzung für die richtige Einschätzung des Wertes von Ausbreitungszentren.

Die Analyse von Ausbreitungszentren setzt drei Arbeitsschritte voraus. Im ersten werden Kleinstareale von Arten, Semispezies und Subspezies auf eine Karte eines

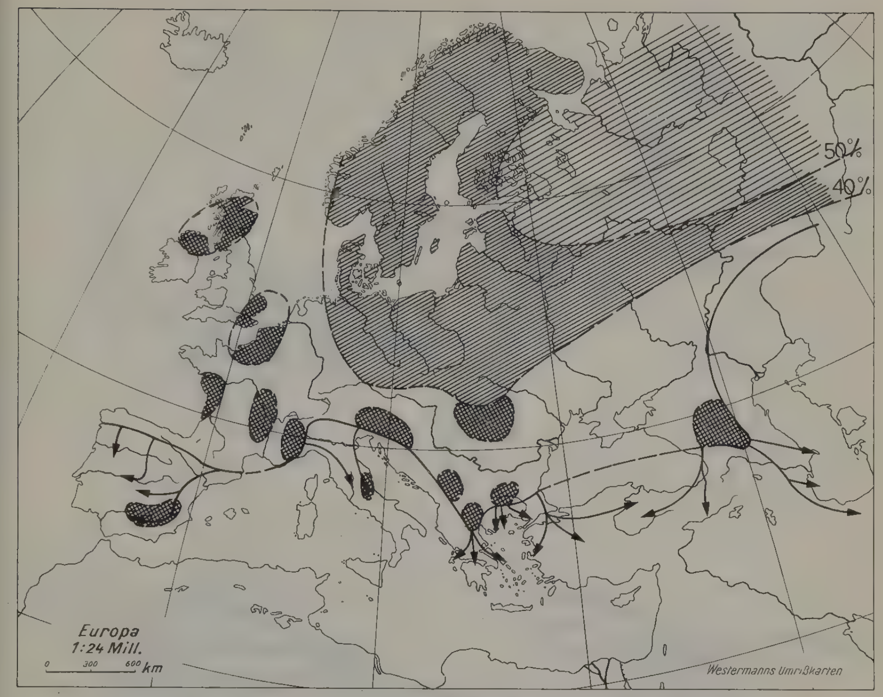


Abb. 119 Periphere Randrassen-Zentren sibirischer Faunenelemente in Europa (nach VARGA)

Kontinentes oder eines Tierreiches projiziert. Gemeinsamkeiten besitzen die einzelnen Areale nur in seltenen Fällen in ihren Arealgrenzen, dagegen häufig in ihrem Überschneidungsbereich, dem Arealkern. Daß die auf diese Weise erhaltenen Verbreitungszentren keine Ausbreitungszentren sein müssen, wurde durch zahlreiche Untersuchungen bewiesen (vgl. Lage der nearktischen Ausbreitungszentren bei DE LATTIN 1957 und die Verbreitungszentren nordamerikanischer Vögel bei COOK 1969). Diese Zentren sind Räume höchster Arealdiversität. Auf diesem Analysestadium können sie sowohl ökologische als auch historische bzw. ökologische und historische Ursachen besitzen. Ob sie Ausbreitungszentren sind, also Erhaltungszentren von Faunen und Floren während ungünstiger Umweltbedingungen, kann erst über eine weitere Untersuchung der verwandtschaftlichen Verhältnisse der den Zentren zuzuordnenden Faunen erfolgen.

Deshalb werden im zweiten Arbeitsschritt polyzentrische Areale (Großareale mit mehreren Arealkernen) polytypischer Arten auf die gleiche Region projiziert. Als Ergebnis kann häufig (jedoch keineswegs in allen Fällen) eine Koinzidenz kleinarealer Spezies- und Subspeziesverbreitungszentren festgestellt werden. Nach dem, was wir über Subspeziation ausführten, muß nun in einem dritten, bei tiergeographischen Arbeiten meistens vergessenen, Arbeitsschritt die Entstehung

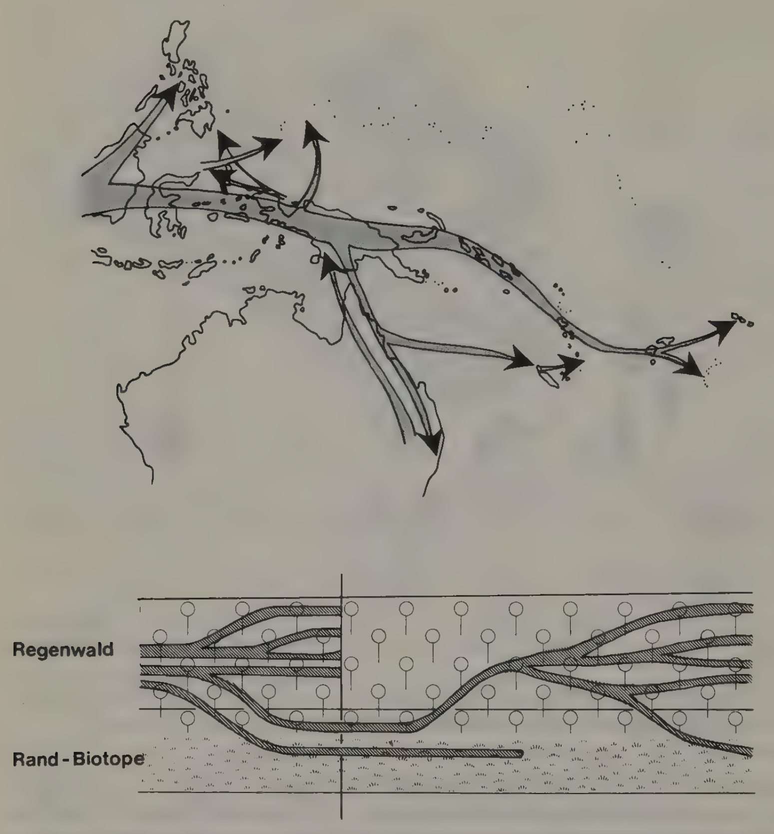


Abb. 120 Einwanderungswege (oben) und Biomwechsel (unten) bei indo-australischen Ameisenarten führten zu phylogenetischen Sonderentwicklungen (nach WILSON 1963)

der subspezifisch bzw. semispezifisch differenzierten Vikarianten geklärt werden (MÜLLER 1972, 1973, 1974). Grundsätzlich müssen dabei die beiden folgenden Grundtypen unterschieden werden:

1. Allopatrische Differenzierung innerhalb eines kontinuierlichen Areals aufgrund eines unterschiedlichen Selektionsdruckes und
2. Differenzierung als ein Ergebnis geographischer Isolation (= Separation).

Die Entscheidung über die Zuordnung einer differenzierten Population zu einem der beiden Differenzierungstypen läßt sich bei Ausbildung von Hybridisierungsbelts absichern.

Soweit die durch Separation differenzierten Populationen keine Fortpflanzungsbarrieren gegeneinander entwickelt haben, bilden sie bei sekundärem Kontakt häufig Hybridbelts aus, deren Dynamik eines der interessantesten biogeographischen Probleme darstellt.

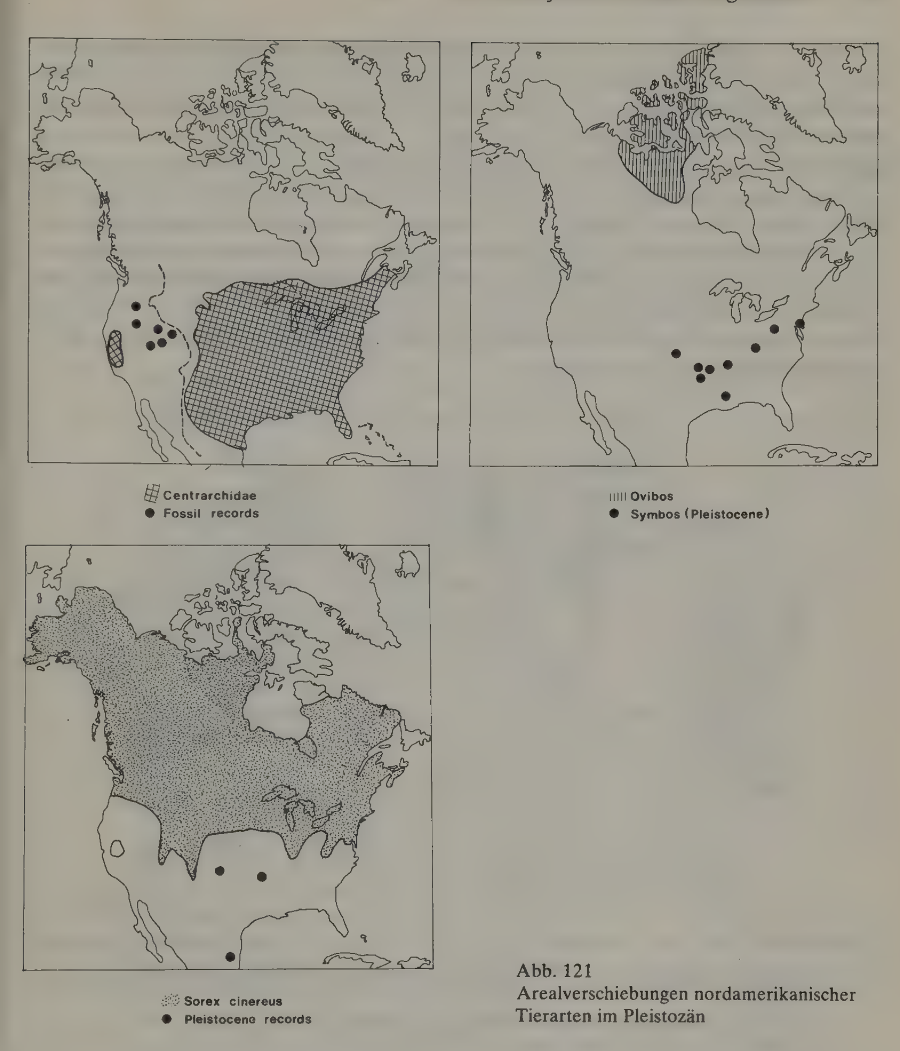


Abb. 121
Arealverschiebungen nordamerikanischer Tierarten im Pleistozän

Im Freiland ist es jedoch im allgemeinen schwierig, Hybridbelts anzusprechen, da nicht jede Population mit intermediären Merkmalen eine Hybridpopulation sein muß (vgl. u.a. MONTANUCCI 1974). Erst wenn gezeigt werden kann, daß einem Ausbreitungszentrum Differenzierungsmuster zugrunde liegen, die nur als Ergebnis geographischer Isolation interpretierbar sind, und daß die Populationen als plesiochor angesprochen werden können, läßt sich wahrscheinlich machen, daß den Verbreitungszentren als homotope Strukturen Ausbreitungszentren zugrunde liegen.

Entstehungsmäßig sind Ausbreitungszentren keineswegs, obwohl oft behauptet, nur an das Pleistozän gebunden. Zu allen Zeiten, auch in der Gegenwart, bildeten und bilden sich Refugien, die nach Abschluß der ungünstigen Phase als Ausbreitungszentrum fungieren können.

Jede Art besitzt mindestens ein Ausbreitungszentrum, das mit dem Entstehungszentrum übereinstimmt. Im Verlauf ihrer Entwicklungsgeschichte können sich jedoch beide Gebiete erheblich voneinander entfernen. Die nachgewiesenen Ausbreitungszentren stellen somit lediglich Räume dar, in denen Populationen die zuletzt auf sie einwirkenden ungünstigen Umweltbedingungen überdauerten. So betrachtet, bilden sich heute weltweit Ausbreitungszentren, in denen Tiere und Pflanzen eine in diesem Ausmaß bisher noch nicht vorhandene Beeinflussung durch den Menschen überdauern müssen.

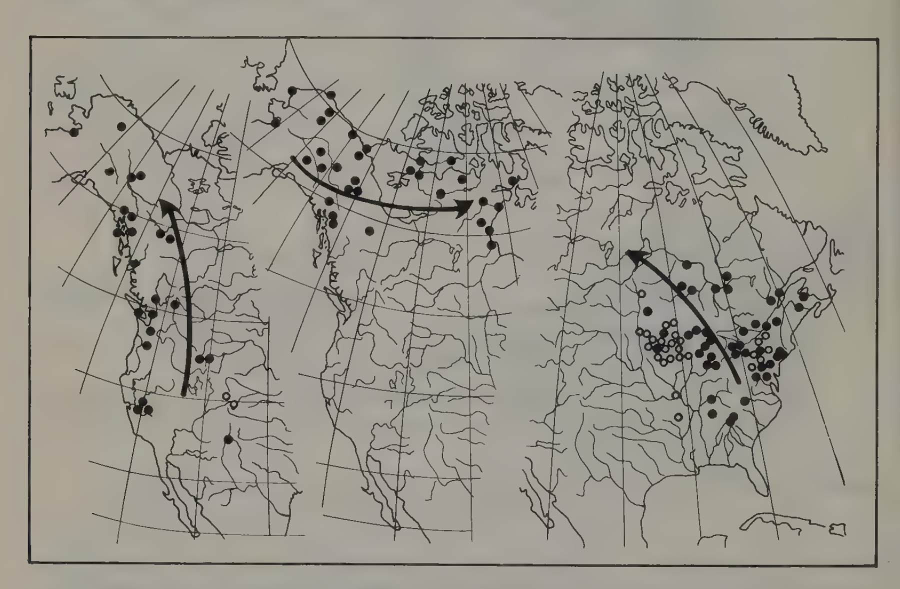


Abb. 122 Postglaziale Wanderwege (Pfeile) nordamerikanischer Steinfliegen aus ihren würmglazialen Refugien.
Links = *Alloperla diversa*; Mitte = *Nemoura arctica*;
rechts = *Paragnetina media* (nach Illies 1965)

6.4 Ausbreitungszentren und Landschaftsgenese

Die bisher untersuchten, phylogenetisch und geographisch bedeutsamen, rezent nachweisbaren Ausbreitungszentren entstanden im Postglazial und während des Würmglazials. In der Holarktis ziehen sich die Ausbreitungszentren wie ein geschlossenes Band am Südrand des während der Würmzeit eisfreien Gebietes entlang. In diesen besonders von Reinig (1936, 1939, 1950) und de Lattin (1957) analysierten Gebieten fanden die Tierarten Eurasiens und Nordamerikas Schutz vor den von Norden und den Gebirgen heranrückenden Eismassen. Man darf sich jedoch nicht nur ein kühler werdendes Klima während der zahlreichen Vereisungszeiten in den letzten 2 Millionen Jahren vorstellen.

Eiszeitliche Temperatur-Erniedrigung in mittleren Breiten (meist Würm) (nach Schwarzbach 1974).

Klimazeuge	Temperatur-Erniedrigung in °C Jahr	Sommer	Autor
Dryas-Flora in Mitteleuropa	10		Gagel 1923
Coleoptera (England)	13	7	Coope 1971
Senkung der Schneegrenze Alpen	> 6		A. Penck 1938
Tundren-Polygone in England	13,5		Shotton 1960
Eiskeile in Mitteldeutschland	11		Soergel 1936
Pinus koraiensis in Japan	7,5		Miki 1956
Senkung der jap. Schneegrenze		4,5–6,5	Hoshiai 1957
Picea glauca + *P. mariana* in Texas		8	Potzger und Tharp 1947
Gletscher-Vorstoß über lebende Wälder in Ohio	15	11	Goldthwait 1959
Senkung der Schneegrenze in Colorado	5,5		Antevs 1954
Frostspalten in Montana	> 8		Schafer 1949
Marine Küstenfauna in Massachusetts	6		Gustavson 1973
Periglazial-Erscheinungen in Lesotho (Afrika)	5,5–9		Harper 1969
Senkung der Solifluktionsgrenze in Australien und Tasmanien	9	5	Galloway 1965
Senkung der Schneegrenze in Neuseeland	5–7		Willett 1950 Gage 1966

Die Wiederbewaldung und Wiederbesiedlung vereister Gebiete ging nicht in der Weise vor sich, daß sich die zurückgewichenen Zonen der Vegetation und ihre Gesellschaften als Ganzes wieder nach Norden in die ehemals vereisten Gebiete vorschoben, sondern neue Gesellschaften bauten sich aus den wieder oder erstmalig in das vom Eise verlassene Gebiet einwandernden Arten auf. Die Niederschlagsverhältnisse änderten sich im Würm weltweit. Wie sich das kleinräumig bemerkbar



Abb. 123 Verbreitung appeninischer und toskanischer Populationen der Hummelart *Bombus subterraneus* (nach Reinig 1970). Es bedeuten:
schwarz = *B.s. subterraneus*
weiß = *B.s. latreillellus*
halbschwarz = Hybridpopulationen zwischen *subterraneus* und *latreillellus*.
Unten links = Vereisungsspuren (schwarz) und Schneegrenzendepressionen (durchzogene Linien) im Würmglazial Italiens (aus Müller 1974)

machte, ist immer noch nicht ausreichend bekannt. Falsch ist die Vorstellung, daß während der Eiszeiten die Tropen klimatisch stabil waren. Wir wissen heute, daß sich ausgedehnte Trocken- und Feuchtzeiten während der letzten 2 Millionen Jahre in Südamerika, Afrika, Neuguinea und Australien abwechselten. Auch für Madagaskar wurden starke Klima- und Vegetationsverschiebungen nachgewiesen (Battistini 1972), obwohl keineswegs alle damit verbundenen Probleme befriedigend geklärt sind. Während des Quartärs (Aepyornian genannt nach dem Vorkommen von *Aepyornis* und anderen großen Ratiten) traten offensichtlich drei „Pluvialperioden" auf. C_{14}-Daten der letzten „Pluvialzeit" (Lavanonian-Periode), die dem Würm-Glazial entspricht, aus 2,5 m tief gelegenen kontinentalen Molluskenschichten (hauptsächlich *Tropidophora*) besitzen ein Alter von 32 600 Jahren. Die oberste Schicht, die reich ist an fossilen *Aepyornis*-Eiern, ist 6760 ± 100 Jahre alt. Während des Quartärs kam es in Madagaskar zu gewaltigen Dünenbildungen. Subfossile Riesenlemuren, Flußpferde und Riesenvögel (*Aepyornis, Mullerornis*) erlebten noch die erste Kolonisation durch den Menschen, der frühzeitig begann, die Wälder zu zerstören und riesige Erosionsprozesse auszulösen. Aufgrund von Untersuchungen von Vögel- und Säugerarealen wiesen Eisentraut (1968, 1970, 1973) und Moreau (1931, 1963, 1966, 1969) weiträumige Vegetationsverschiebungen im tropischen Afrika nach, die für die Artbildung der afrikanischen Tierwelt von ausschlaggebender Bedeutung waren.

Schon zu Beginn unseres Jahrhunderts wurden Vegetationsfluktuationen für Afrika gefordert, um die Speziation der Savannen- und Regenwaldtaxa befriedigend erklären zu können. Isolierte Regenwaldinseln spielten bei dieser Forderung eine wichtige Rolle. „The faunas of these isolated patches show very close affinities to

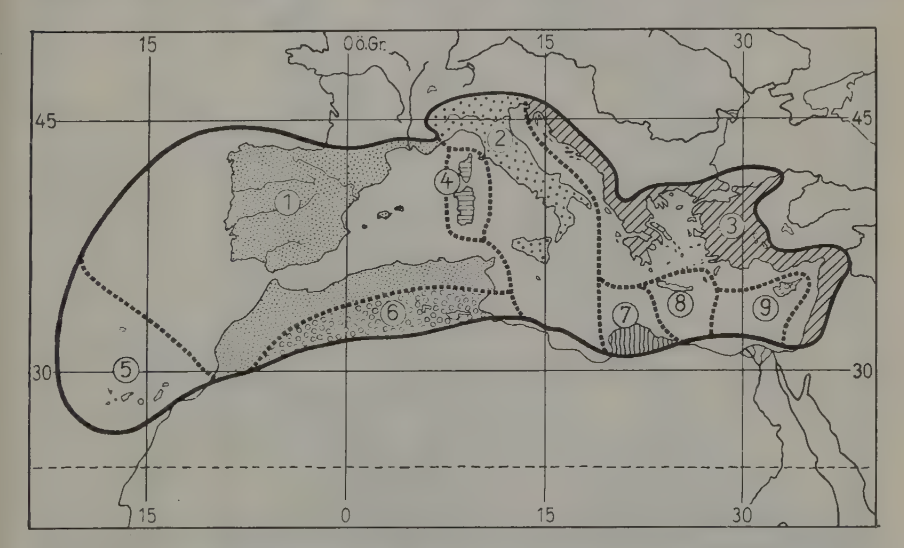


Abb. 124 Die Sekundärgliederung des Mediterranen Ausbreitungszentrums (nach De Lattin 1967)

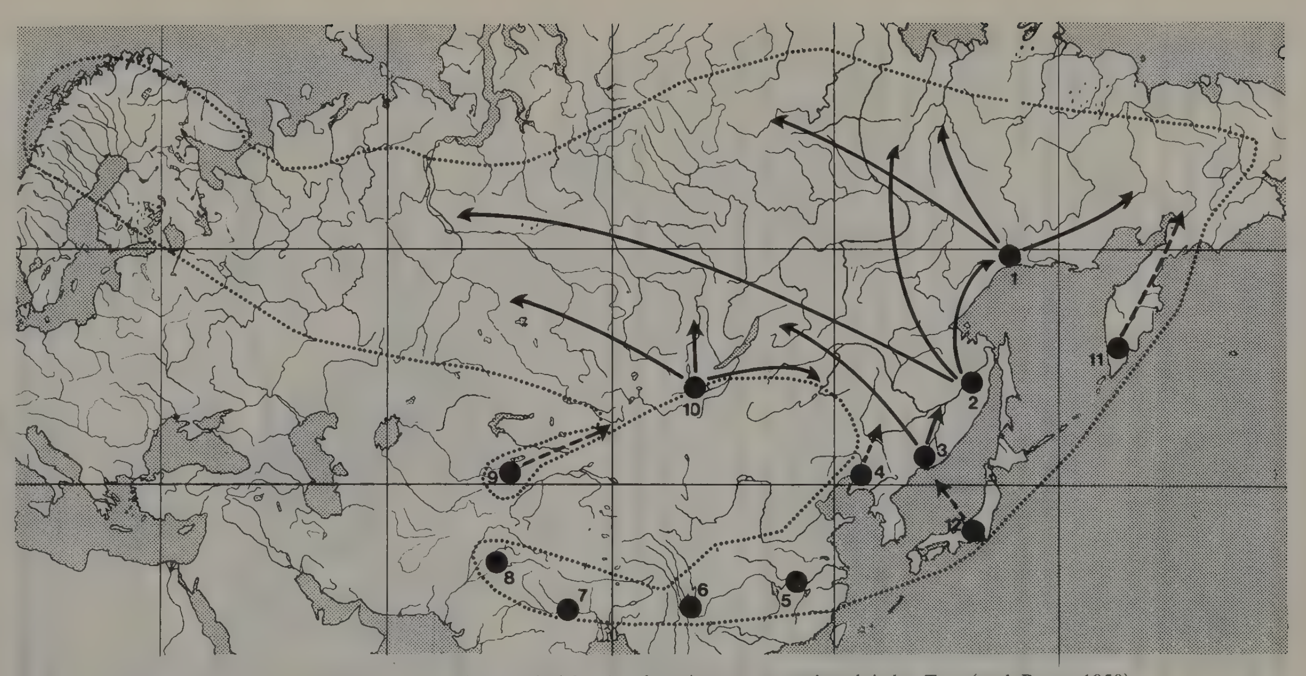


Abb. 125 Würmglaziale Kernareale und Richtungen der postglazialen Arealerweiterungen ostpalaearktischer Taxa (nach REINIG 1950)

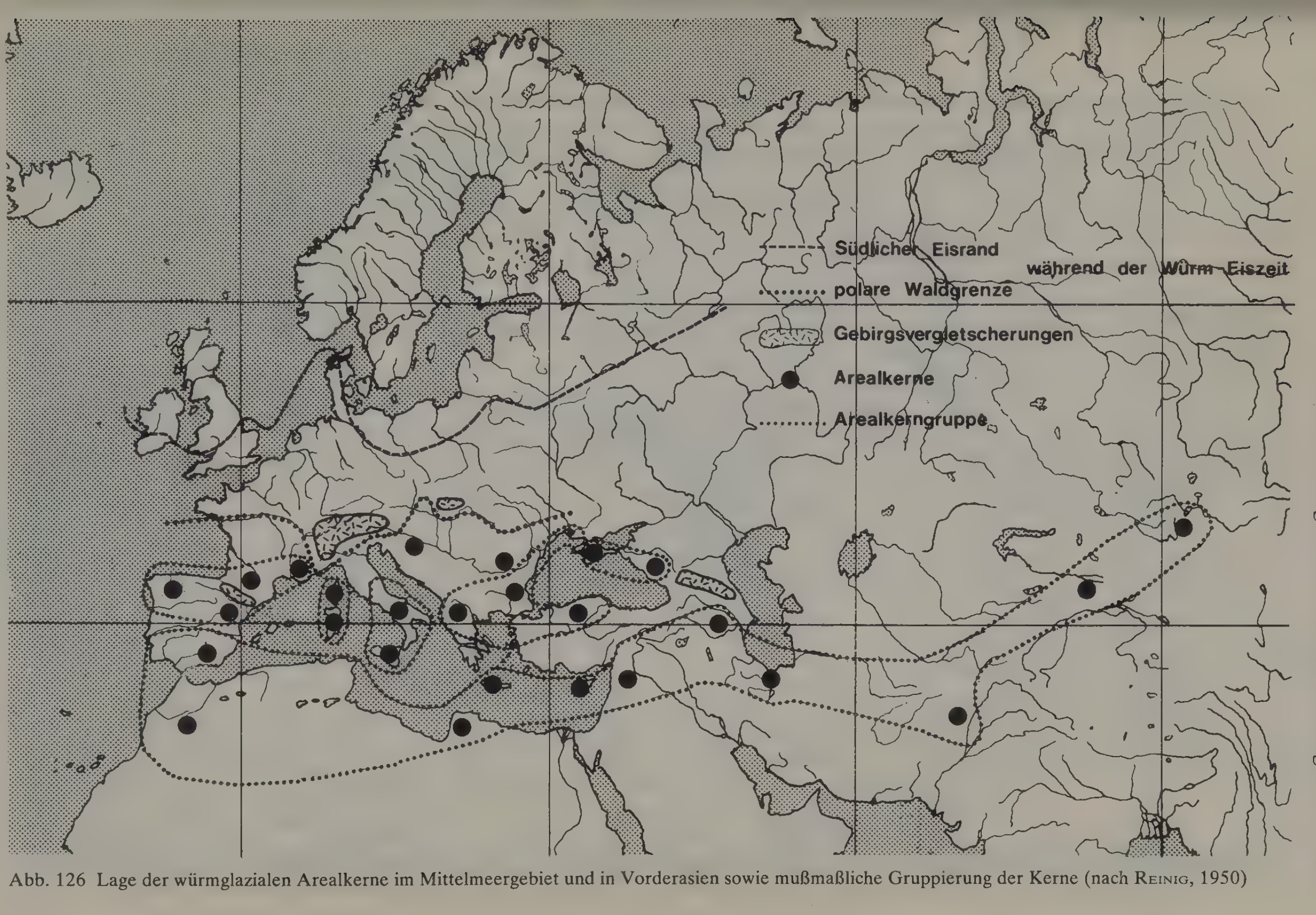


Abb. 126 Lage der würmglazialen Arealkerne im Mittelmeergebiet und in Vorderasien sowie mußmaßliche Gruppierung der Kerne (nach REINIG, 1950)

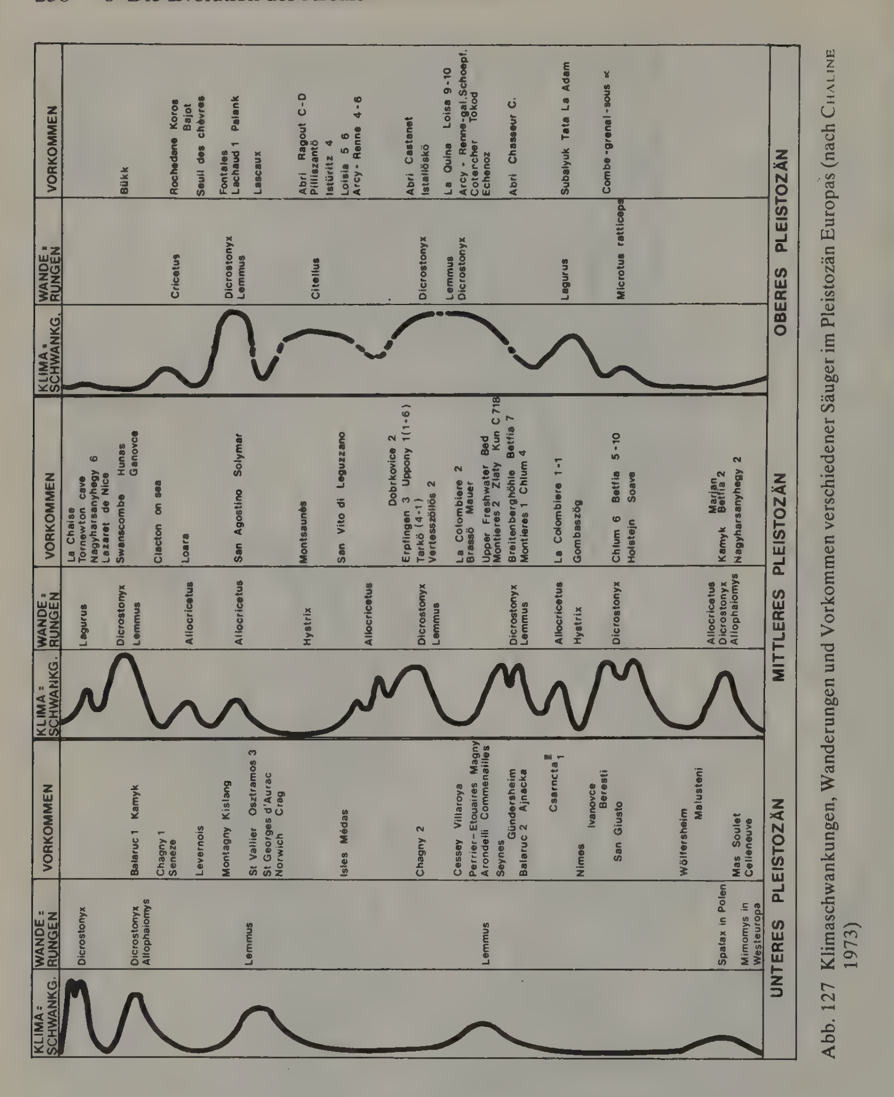


Abb. 127 Klimaschwankungen, Wanderungen und Vorkommen verschiedener Säuger im Pleistozän Europas (nach Chaline 1973)

that of the great western hylaea, having many forms in common (f.i. *Anomalurus, Perodicticus*) which impossibly could have crossed the vast intervening steppes. From this Lönnberg concluded, that the said forest islands must haven been once continuous with the main western forest owing to a moister climate“ (Braestrup 1935). Gentilli (1949) und Keast (1961) vermuteten ebenfalls, daß ein Großteil der Rassen- und Artbildung australischer Tiere auf der Isolation von Populationen während „trockener“ Klimabedingungen längs des Randes des Kontinents beruhe,

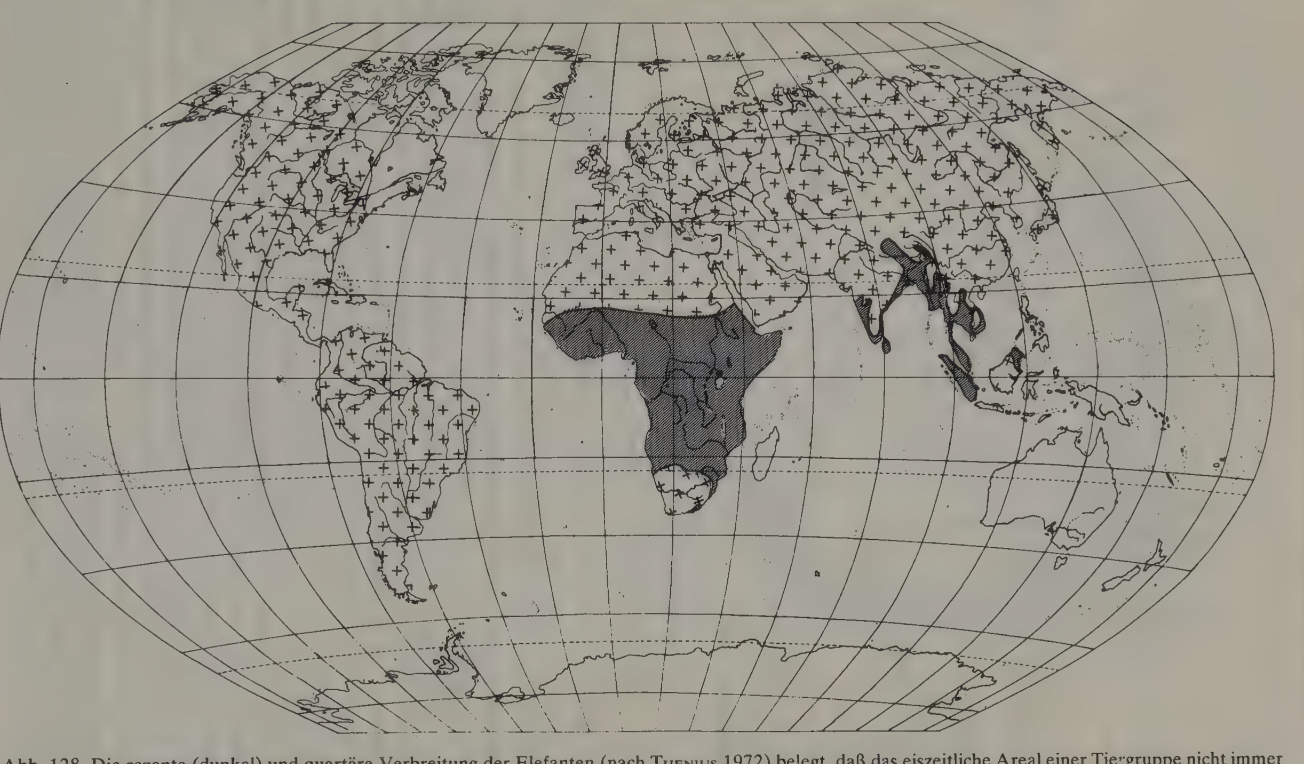


Abb. 128 Die rezente (dunkel) und quartäre Verbreitung der Elefanten (nach THENIUS 1972) belegt, daß das eiszeitliche Areal einer Tiergruppe nicht immer kleiner gewesen sein muß als das rezente

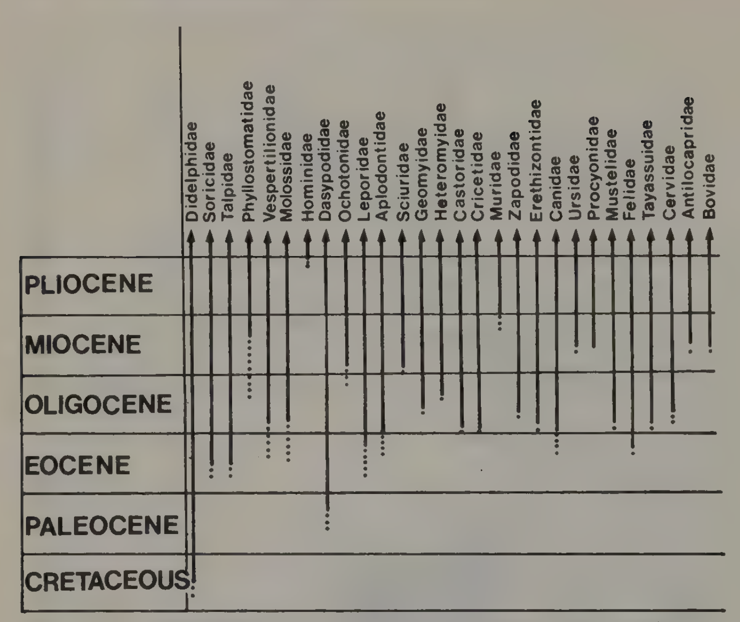


Abb. 129 Die Fossilgeschichte in Nordamerika vorkommender Säugerfamilien verdeutlicht, daß das Pleistozän evolutiv auf höherem taxonomischen Niveau eine geringere Bedeutung besaß als auf artspezifischem

und PIANKA (1972) forderte für die Evolution australischer Reptilien „habitats fluctuating in space and time". Die zeitliche Festlegung dieser die Ausbreitungszentren Australiens bestimmenden Trockenzeit ist noch unsicher.

Pollenanalytische und geowissenschaftliche Arbeiten bestätigen die Untersuchungsergebnisse in Afrika und Australien. Offensichtlich im Zusammenhang mit den Trockenzeiten und Vegetationsverschiebungen in Afrika und Australien spielten sich gleiche Vorgänge in Südamerika ab. Auffallend ist, daß es noch im Postglazial in Südamerika zu Campo-Ausdehnungen kam, in deren Verlauf Campo-Cerrado-Tiere nach Amazonien einwanderten. Südamerikanische Inselfaunen können als zeitliche Anzeiger für diese Lebensraumverschiebungen im zentralen und östlichen Südamerika benutzt werden. Diese Campo-Ausdehnung läßt sich nachweisen von 6000 bis 2400 v. Chr. und führte zu einer Verbreitung der Restinga von Cabo Frio bis Rio Grande do Sul und zu einer Trockenzeit im Nordosten Brasiliens. Die Wanderwege der an offene Landschaften angepaßten Arten werden durch eine um 2400 v. Chr. einsetzende erneute Waldausdehnung, die von wenigen Ausnahmen abgesehen bis in die Gegenwart andauert, zerrissen (Näheres bei MÜLLER 1973).

Für diese Vegetationsverschiebungen gibt es gegenwärtig eine Fülle von palynologischen, geomorphologischen und paläontologischen Belegen (vgl. u. a. VAN DER HAMMEN 1974). So zeigten u. a. BIGARELLA, MOUSINHO und DA SILVA (1969), daß in Südost- und Ostbrasilien die Texturen der Sedimente auf verschiedene Vorgänge

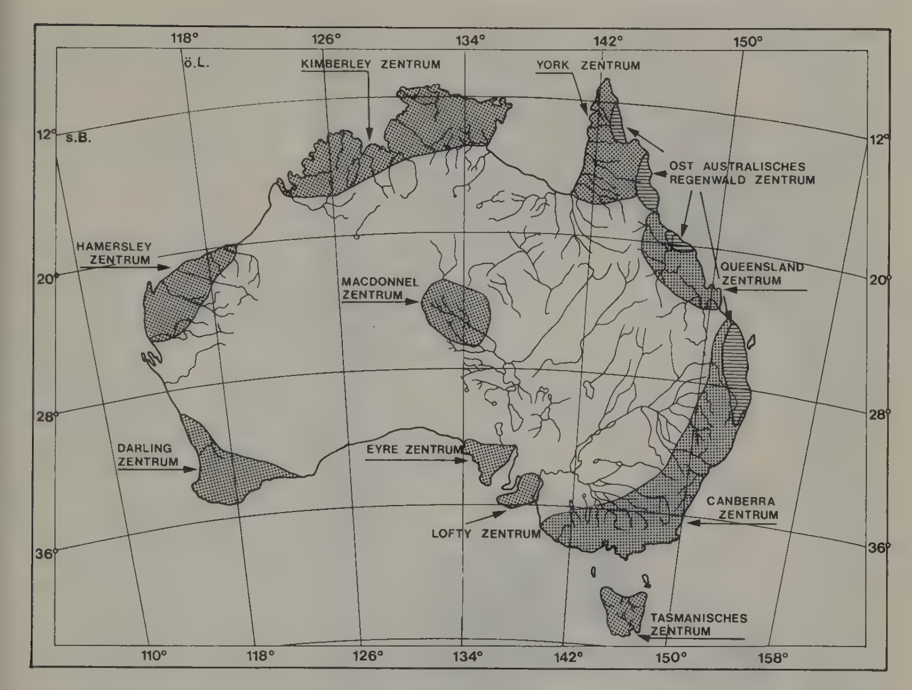


Abb. 130 Refugialräume der australischen Landfauna während arider Phasen im Quartär (nach KEAST 1961, aus MÜLLER 1974)

der Verwitterung hinweisen, wobei der mechanische Zerfall vorherrschend war. Das steht in deutlichem Widerspruch zu den gegenwärtig in feuchten und subtropischen Gebieten wirksamen Verwitterungsvorgängen. Die Campo-Inseln innerhalb der amazonischen Regenwälder, die eine bezeichnende Campo-Fauna und -Flora aufweisen und durch eine Savannen-Klimabrücke verbunden sind, müssen als Relikte dieser in unserer erdgeschichtlichen jüngsten Vergangenheit abgelaufenen Trockenzeiten gewertet werden (MÜLLER 1973). Die Lage der südamerikanischen Ausbreitungszentren, vor allem jene der Waldzentren, wurde durch die Trockenzeiten entscheidend beeinflußt. Es ist bemerkenswert festzustellen, daß Hybridbelts subspezifisch differenzierter Waldpopulationen im Bereich dieser Campo-Wanderstraßen liegen, die teilweise erst in den letzten 4000 Jahren vom Wald zurückerobert wurden. Anfang und Ende der postglazialen Trockenzeit werden durch feuchtere Bedingungen mit Regenwaldausdehnungen gekennzeichnet. Sie führten zu Isolationen der an offene Landschaften angepaßten Tierpopulationen. Der Campo Cerrado, der seit Beginn der postglazialen Trockenzeit bis zur Gegenwart einen Genaustausch zwischen den Regenwaldpopulationen der brasilianischen Küstenwälder und Amazoniens erschwerte oder gänzlich verhinderte, muß um 7000 v. Chr. an bestimmten Stellen wesentlich waldreicher gewesen sein als gegenwärtig.



Abb. 131 Ausbreitungszentren terrestrischer Vertebraten in der Neotropis (aus MÜLLER 1972, 1973). Links = Ausbreitungszentren der Fauna des andinen Oreals; Mitte = Ausbreitungszentren der „nonforest“-Fauna; rechts = Ausbreitungszentren der Waldfaunen Südamerikas. Die Lage der Zentren wurde durch pleistozäne und postglaziale Biomfluktuationen entscheidend beeinflußt

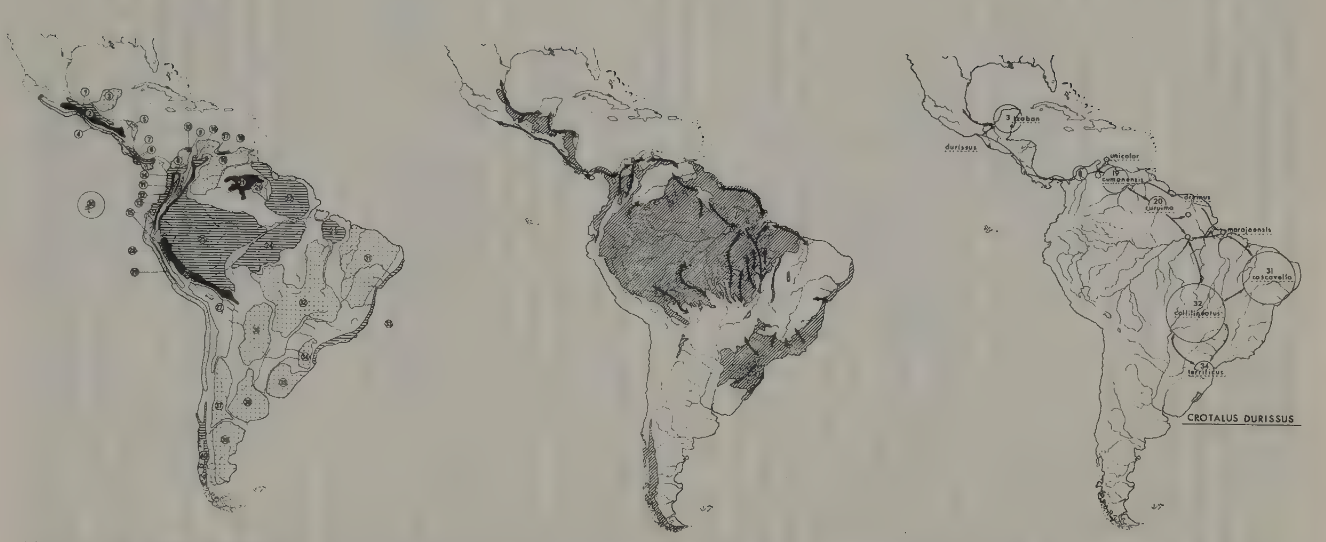


Abb. 132 Die Ausbreitungszentren der neotropischen Landtierwelt (links), deren Grenzen entscheidend durch quartäre Biomfluktuationen (Mitte = Wanderwege von nonforest-Arten während arider Phasen) geprägt wurden. Rechts sind die Wanderwege der an offene Landschaften angepaßten Klapperschlange *Crotalus durissus* und die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer allopatrischen Rassen dargestellt (nach Müller 1970, 1972, 1973, 1974)

Die Anden, die erst im jüngeren Tertiär ihre gegenwärtige Höhe erreichten, waren in der Würmeiszeit von Patagonien bis Kolumbien in vielen Gebieten, ähnlich wie die höchsten Gebirge Neuguineas und Afrikas, vergletschert. Mit der stärkeren Erwärmung in der Nacheiszeit setzte durch Höhenverschiebung eine verstärkte Trennung der Montanwald- und der orealen Faunen ein, die noch um 11000 v. Chr. Flachland-Lebensräume bevorzugten.

Die Zahl der neotropischen Ausbreitungszentren läßt sich mit dem ungeheuren Artenreichtum südamerikanischer Biome vergleichen. Tiergeographen haben zeigen können, daß ein Großteil des Artenreichtums des neotropischen Regenwaldes auf eine wechselnde Isolation von Waldgebieten während trockener Klimazeiten zurückgeführt werden kann (vgl. u.a. HAFFER 1974, MÜLLER 1973).

Für das Verständnis des Faunenaustausches zwischen Nord- und Südamerika ist die Geschichte der Biome Mittelamerikas von besonderer Bedeutung. Zahlreiche pollenanalytische Untersuchungen haben gezeigt, daß auch das Würm- und Postglazial Mittelamerikas durch Vegetations- und Klimaveränderungen gekennzeichnet wird. Um 12000 v. Chr. lagen in der Kanalzone von Panama die Temperaturen durchschnittlich 2,5° C tiefer als heute, was aus Baumpollen geschlossen wird, die rezent nur im Gebirge vorkommen. Um 7300 v. Chr. herrschten gegenwärtige Temperaturbedingungen. „Pollen from the interval from about 7300 B.P. to 4200 B.P. suggests a drier, more seasonal, and perhaps cooler climate during this period“ (BARTLETT und BARGHOORN 1973). In diesem Zeitraum treten erste Kulturpflanzen in der Kanalzone auf. Datierte *Zea*-Pollen sind 7300 bis 6200 Jahre alt. Die durch die neotropischen Ausbreitungszentren dargestellte jüngste Klima- und Landschaftsgeschichte ist nur der Anfang der historisch-tiergeographischen Analyse Südamerikas.

Auch die Ausbreitungszentren besitzen eine Geschichte, die an Entstehung und Auflösung gebunden ist. Die weiter oben dargestellten Arbeitsschritte zur Analyse von Ausbreitungszentren erfassen nur das historisch jüngste Glied einer häufig wesentlich längeren Geschichte. Damit stehen sie am Anfang einer arealgenetischen Betrachtung. Der Gesamtbestand einer einem Ausbreitungszentrum zuzuordnenden Lebensgemeinschaft setzt sich jedoch aus vielen Schichten mit Gruppen sehr unterschiedlichen Alters zusammen. Wir können sie nur verstehen, wenn auch viel ältere Vorgänge der Lebens- und Arealentwicklung in Betracht gezogen werden.

Hier beginnen jedoch meines Erachtens die Grenzen einer chorologischen Argumentation, und wir müssen andere Methoden zum Fortschreiten in die Vergangenheit benutzen. Von den Befunden der Geophysik, Ozeanographie, Geologie und Palaeontologie her Tiergeographie zu betreiben, erscheint mir erst dann berechtigt, wenn von seiten der Tiergeographie, vorurteilsfrei und auf eigenen Methoden fußend, keine Koinzidenzen, sondern Kausalitäten dargestellt werden können. Tiere und Pflanzen erhellen die Entwicklung der Erde nur dann, wenn es uns im Einzelfall gelingt, echte Arealverwandtschaften darzustellen. Solange diese Grundtatsachen nicht genügend berücksichtigt werden, bleiben die Erkenntnisse der Tiergeographie weitgehend dem Zufall überlassen.

Literaturverzeichnis

Amadon, D.: The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *95* (1950) 151–262

Andriashev, A. P.: A general review of the antarctic fish fauna. In: Biogeography and Ecology in Antarctica. Den Hague 1965, 491–550

Bach, W.: Urban air pollution: climatological modelling. International Geography 1972; 22. Int. Geogr. Congr. *1* (1972) 129–131

Baker, R. H.: Mammals of the Guadina Lava Field, Durango, Mexico. Mich. State Univ. Biol. Ser. *1* (1960): 305–327

Bartlett, A. S.; Barghoorn, E. S.: Phytogeographic History of the Isthmus of Panama during the past 12000 Years (A History of Vegetation, Climate, and Sealevel-Change). In: Vegetation and Vegetational history of Northern Latin-America. Amsterdam-London-New York 1973

Battistini, R.: Madagascar relief and main types of Landscape. In: Biogeography and Ecology in Madagascar. Den Hague 1972

Becker, J.: Art und Ursachen der Habitatbindung von Bodenarthropoden (Carabidae, Diplopoda, Coleoptera, Isopoda) xerothermer Standorte in der Eifel. Diss. Univ. Köln 1972

Benson, S. B.: Concealing coloration among desert rodents of southwestern United States. Univ. Calif. Publ. Zool. *40* (1933) 1–70

Bezzel, E.; Ranftl, H.: Vogelwelt und Landschaftsplanung. Tier und Umwelt *11/12* (1974) 1–92

Bigarella, J. J.; Mousinho, M. R.; Da Silva, J. X.: Processes and Environments of the Brazilian Quarternary. In: The Periglacial Environment. Montreal 1969

Blair, W. F.: Ecological distribution of mammals in the Tularosa Basin, New Mexico. Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich. *20* (1943) 1–24

Bovbjerg, R. V.: Ecological Isolation and competitive exclusion in two crayfishs (*Orconectes viridis* and *Orconectes immunis*). Ecology *51* (2) (1969) 225–236

Braestrup, F. W.: Remarks on climatic change and Faunal Evolution in Africa. Zoogeographica *2* (4) (1935) 484–494

Brock, T. D.: Life at high temperatures. Science *158* (1967) 1012–1019

Brock, T. D.: Microbial growth under extreme environments. Symp. Soc. gen. Microbiol. *19* (1969) 15–41

Brooks, R. R.: Geobotany and Biogeochemistry in Mineral Exploration. New York-San Francisco-London 1972

Brundin, L.: On the real nature of Transatlantic relationships. Evolution *19* (1965) 496–505

Brundin, L.: Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and

Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. Kungl. Svenska Vetenskapsakademeins Handlinger. Fj. Ser. *11* (1966)
Brundin, L.: Circum-Antarctic distribution patterns and continental drift. XVII Congrès internat. Zool. Biogéographie et liaisons inter-continentales au cours du Mésozoique. Monte Carlo (Manuskript) 1972

Byers, G. W.: Evolution of Wing Reduction in Crane Flies (Diptera: Tipulidae). Evolution *23* (2) (1969) 346–354

Candolle, A. P. de: Géographie botanique. Paris und Geneva 1855

Carpenter, J. R.: The Biome. Amer. Midl. Natural. *21* (1) (1938)

Caspers, H.: Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zbl. *69* (1950) 43–63

Chaline, J.: Biogéographie et fluctuations climatiques au Quaternaire d'après les faunes de rongeurs. Acta Zoologica Cracoviensia *18* (7) (1973) 141–165

Chikishev, A. G.: Landscape indicators. New Techniques in Geology and Geography. New York-London 1973

Clements, F. E. und Shelford, V. E.: Bio-ecology. New York 1939

Cook, R. E.: Variation in species density of North American birds. Syst. Zoology. 1969

Crombie, A. C.: Further experiments on Insect Competition. Proc. Roy. Soc. London *133* (1946) 76–109

Culley, M.: The Pilchard; Biology and Exploitation. Oxford-New York-Toronto, Sydney-Braunschweig 1971

Dansereau, P.: Les structures de végétation. Finisterra. Rev. Port. Geogr. *3* (1968) 147–174

Darwin, Ch.: Struktur und Verteilung der Korallenriffe. Stuttgart 1876

Den Boer, P. J.: Das Überleben von Populationen und Arten und die Bedeutung von Umweltheterogenität. Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Mainz *66* (1973) 125–136

Domrös, M.: Möglichkeiten einer klimaökologischen Raumgliederung der Insel Ceylon. Geogr. Z. Beiheft *27* (1971) 205–232

Duvigneaud, P. et al.: L'écosystème. L'écologie, science moderne de synthèse. Brüssel 1962

Edney, E. B.: Desert Arthropods. In: Desert Biology. New York und London 1974

Edwards, C. A.: Environmental Pollution by Pesticides. London und New York 1973

Edwards, R. W. und Garrod, D. J.: Conservation and Productivity of Natural Waters. New York 1972

Eisentraut, M.: Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). Bonn. Zool. Beitr. *19* (1968) 170–175

Eisentraut, M.: Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. Umschau *3* (1970) 70–75

Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Bonner Zool. Monogr. *3* (1973)

Ekman, S.: Prinzipielles über die Wanderungen und die tiergeographische Stellung des europäischen Aales, *Anguilla anguilla* (L.). Zoogeographica *1* (2) (1932) 85–106

Ekman, S.: Tiergeographie des Meeres. Leipzig 1935

Ekman, S.: Biologische Geschichte der Nord- und Ostsee. In: Grimpe, Tierwelt der Nord- u. Ostsee, *1*, (1940) Leipzig

Ellenberg, H.: Die Ökosysteme der Erde. In: Ökosystemforschung. Stuttgart 1973

Elster, H. J.: Was ist „Limnologie"? Gas- und Wasserfach *109* (1968) 651–652

Engler, A.: Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren. Humboldt-Centenarschrift d. Ges. Erdkunde, Berlin 1879, pp. 247

Ergenzinger, P.: Rumpfflächen, Terrassen und Seeablagerungen im Süden des Tibesti-Gebirges. Abhdl. Dtsch. Geographentag 1967

Ergenzinger, P.: Vorläufiger Bericht über geomorphologische Untersuchungen im Süden des Tibesti-Gebirges. Z. Geomorph. *12* (1) 1968

Fairbridge, R. W.: World Sea-Level and climatic changes. Quarternaria *6* (1962) 111–134

Fairhall, A. W.: Accumulation of Fossil CO_2 in the Atmosphere and the Sea. Nature *245* (1973) 20–23

Faure, H.: Lacs quaternaires du Sahara. Mitt. Intern. Verein Limnol. *17* (1967) 131–146

Ferenz, H.-J.: Anpassungen des Laufkäfers *Pterostichus nigrita* F. (Coleoptera, Carabidae) an subarktische Bedingungen. Verhl. Ges. Ökol., Erlangen 1974. Den Hague 1975

Fittkau, E. J. und Klinge, H.: On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. Biotropica *5* (1) (1973) 2–14

Förstner, U. und Müller, G.: Schwermetalle in Flüssen und Seen. Berlin-Heidelberg-New York 1974

Frank, P.: A laboratory study of intraspecies and interspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller). Physiol. Zool. *25* (1952) 173–204

Frank, P.: Coactions in laboratory populations of two species of Daphnia. Ecology *38* (1957) 510–519

Franz, H.: Die geographische Verbreitung der Insekten. Hdb. Zool. Berlin *4* (2) (1970) 1–111

Franz, H.: Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Wiesbaden 1975

Gauze, G. F. (russ.): Experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen *Paramaecium caudatum, Paramaecium aurelia und Stylonichia mytilus.* Zoll. Z. *13* (1934) 1–17

Gauze, G. F. (russ.): Eine mathematische Theorie des Kampfes ums Dasein und ihre Anwendung auf die Populationen von Hefezellen. Bjull. MOIP biol. *43* (1934) 69–87

Gauze, G. F. (russ.): Über die Prozesse, durch die in den Infusorien Populationen einer Art durch eine andere ausgemerzt werden. Zool. Z. *13* (1934) 18–26

Gauze, G. F. (russ.): Einige Probleme der chemischen Biozönologie. Usp. sovr. Biol. *17* (1944) 216–221

Gentilli, J.: Foundations of Australian bird geography. Emu *49* (1949) 85–129

Glick, P. A.: The distribution of insects, spiders and mites in the air. U.S. Dept. Agr. Techn. Bull. *673* (1939)

Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. und Bezzel, E.: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Frankfurt 1973

Goodland, R.: A Physiognomic Analysis of the "Cerrado" Vegetation of Central Brasil. J. Ecol 1970

Goodland, R. und Pollard, R.: The Brazilian Cerrado Vegetation: a Fertility Gradient. J. Ecol. 1972

Greenberg, B.: Flies and Disease. Princeton, New Jersey 1971

Greenwood, P. H.: Morphology, endemism and speciation in African cichlid fishes. Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. *66* (1973) 115–124

Gressitt, J. L. et al.: Problems in the Zoogeography of Pacific and Antarctic insects. 1961

Guderian, R.: Untersuchungen über quantitative Beziehungen zwischen dem Schwefelgehalt von Pflanzen und dem Schwefeldioxidgehalt der Luft. Z. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz *77* (1970) 200–399

Günther, K.: Die Tierwelt Madagaskars und die zoogeographische Frage nach dem Gondwana-Land. Sitz.-ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin (N.F.) *10* (1970) 79–92

Haffer, J.: Avian speciation in Tropical South America. Cambridge, Massachusetts. Publ. Nutt. Ornith. Club *14* (1974) 1–390

Hare, F. K. und Ritchie, J. C.: The Boreal Bioclimates. Geographical Rev. 1972

Harrington, H. J.: Geology and Morphology of Antarctica. In: Biogeography and Ecology in Antarctica, 1–71, Den Hague 1965

Haude, W.: Erfordern die Hochstände des Toten Meeres die Annahme von Pluvial-Zeiten während des Pleistozäns? Meteorol. Rdsch. *22* (2) (1969) 29–40

Heath, J.: Instructions for Recorders. Biological Records Centre. Monks Wood Experimental Station Abbots Ripton. Huntingdonshire 1971

Hemmer, H.: Parallelaussagen fossiler Pantherkatzen zur Ausbreitungsgeschichte pleistozäner Menschen. Homo *22* (3) (1971) 176–179

Hennig, W.: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin 1950

Hennig, W.: Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrf. dtsch. ent. Ges., Berlin 1957

Hennig, W.: Phylogenetic systematics. Urbana 1966

Hennig, W.: Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt 1969

Herre, W. und Röhrs, M.: Haustiere-Zoologisch gesehen. Stuttgart 1973

Herrmann, R.: Ein multivariates Modell der Schwebstoffbelastung eines hessischen Mittelgebirgsflusses. Biogeographica *1* (1972) 87–95

Hesse, R.: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924

Heydemann, B.: Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Akad. Wiss. u. Lit. *11* (1960) 745–913

Higgins, L. G. und Riley, N. D.: Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Hamburg u. Berlin 1970

Hirano, M.: Freshwater algae in the Antarctic Regions. In: Biogeography and Ecology in Antarctica, 127–193. Den Hague 1965

Holdhaus, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien 1954

Höllermann, P.: Some aspects of the Geoecology of the Basin and Range Province (California Section). Arctic and Alpine Research *5* (3) (1973) 85–98

Holtmeier, F. K.: Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht. Erdwiss. Forsch. 8, Wiesbaden 1974

Hooker, J. D.: On the vegetation of the Galapagos Archipelago. Transact. Linn.Soc. 1847

Hopkins, D. M.: The Bering Land Bridge. Stanford 1967

Hopkins, D. M.: The paleogeography and climatic history of Beringia during Late Cenozoic time. Inter-Nord *12* (1972)

Howell, Th. R.: Avian distribution in Central America. Auk *86* (1969) 293–326

Hower, J., Prinz, B., Gono, E. und Reusmann: Untersuchungen zum Zusammenhang zwischen dem Blutbleispiegel bei Neugeborenen und der Bleiimmissionsbelastung der Mutter am Wohnort. Int. Symp.-Environment and Health, CEC, EPA, WHO 1974

Ihering, H. von: Die Geschichte des Atlantischen Ozeans. Jena 1927

Illies, J.: Verbreitungsgeschichte der Plecopteren auf der Südhemisphäre. XI. Int. Ent. Kongr. Wien *1* (1961) 467–480

Illies, J.: Die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie im Lichte der modernen Biogeographie. Naturwissenschaften *52* (18) (1965) 505–511

Illies, J.: Einführung in die Tiergeographie. Stuttgart 1971

Jacobi, H.: Ecologia. Curitiba 1974

Janetscheck, H.: Arthropod Ecology of South Victoria Land. Antarctic Research Ser. *10* (1967) 205–293

Jätzold, R.: Ein Beitrag zur Klassifikation des Agrarklimas der Tropen (mit Beispielen aus Ostafrika). Tübinger Geogr. Studien *34* (1970) 57–69

Jusatz, H. J.: Geomedizin und Medizinische Topographie. In: Lehrbuch der Hygiene 233–240. Stuttgart 1964

Jusatz, H. J.: Alte Seuchen auf neuen Wegen. Bild der Wissenschaft (1966) 390–398

Jusatz, H. J.: Vierzig Jahre Geomedizin. Münchener Mediz. Wochenschr. *114* (40) (1972) 1701–1704

Kadro, A. und Kenneweg, H.: „Das Baumsterben" auf dem Farb-Infrarotluftbild. Das Gartenamt *3* (1973) 149–157

Keast, A.: Bird speciation on the Australian continent. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. *123* (1961) 305–495

Keast, A.: Evolution of mammals in southern continents. IV, Australian mammals: Zoogeography and Evolution. Quaterly Rev. Biol. *43* (4) (1968) 373–408

Kenagy, G. J.: Über die Rolle der Nahrungsspezialisierung und des Wasserhaushaltes in der Ökologie und Evolution von einigen Wüstennagern. Verhdl. Ges. f. Ökologie, Saarbrücken, 89–95. Den Hague 1974

Kinzelbach, R.: Einschleppung und Einwanderung von Wirbellosen in Ober- und Mittelrhein. Mainzer Nat. Archiv *11* (1972) 109–150

Kloft, W., Kunkel, H. und Ehrhardt, P.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fichtenröhrenlaus Elatobium abietinum (Walk.) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Weltverbreitung. Z. angew. Entomol. *55* (1964) 160–185

Kobelt, W.: Die Verbreitung der Tierwelt. Jena 1897

Kolkwitz, R.: Ökologie der Saprobien. Über die Beziehungen der Wasserorganismen zur Umwelt. Schr. Ver. Wasser-Boden-Luft-hyg. Berlin-Dahlem *4* (1950)

Kosswig, C.: Zur Evolution der Höhlentiermerkmale. Rev. Fac. Sci. Instanbul (B) *9* (1944) 285–287

Koval'skij, V. V.: Entstehung und Evolution der Biosphäre. Usp. sovr. Biol. *55* (1963) 45–67

Kozhov, M.: Lake Baikal and its life. The Hague 1963

Kraus, O.: Taxonomische und tiergeographische Studien an Myriapoden und Araneen aus Zentralamerika. Diss. Frankfurt 1955

Kraus, O.: Zur Zoogeographie von Zentralamerika. Verhdl. XI. Int. Kongr. Entomol. *1* (1960) 516–518, Wien

Kraus, O.: Tiergeographische Betrachtungen zur Frage einer einstigen Landverbindung über den Südatlantik, Nat. u. Mus. *94* (1964)

Kühnelt, W.: Die Insektenwelt Österreichs in ökologischer Betrachtung. Verhdl. Zool. Bot. Ges. Wien *100* (1960) 35–64

Kühnelt, W.: Grundriß der Ökologie. Stuttgart 1970

Kurten, B.: Transberingian Relationships of *Ursus arctos* Linne (Brown and Grizzly Bears). Commentations Biologicae *65* (1973) 3–10

Kuss, E.: Abfolge und Alter der pleistozänen Säugetierfaunen der Insel Kreta. Ber. Naturf. Ges. Freiburg *60* (1970) 35–83

Lamb, H. H.: Climates and circulation regimes developed over the northern hemisphere during and since the last ice age. Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol. *10* (1971) 125–162

Lamprecht, H.: Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen und ihre waldbauliche Bedeutung. Forstwissenschaftl. Centralbl. *91* (1972) 270–277

Lattin, G. de: Höhlentiere und ihre Entstehung. Umschau *45* (1941) 293–297

Lattin, G. de: Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. Verh. dtsch. Zool. Ges. Hamburg 1957

Lattin, G. de: Grundriß der Zoogeographie. Jena 1967

Laven, H.: Speciation by cytoplasmic isolation in the *Culex pipiens* complex. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. *24* (1959) 166–178

Laven, H.: Incompatibility Tests in the *Culex pipiens* Complex. Part I. African Strains. Mosquito News *29* (1) (1969) 70–74

Laven, H.: Incompatibility Tests in the *Culex pipiens* Complex. Part II. Egyptian Strains. Mosquito News *29* (1) (1969) 74–83

Laven, H.: Möglichkeiten genetischer Schädlingsbekämpfung. Naturwiss. Rdsch. *25* (10) (1972) 391–395

Lee, K. E. und Wood, T. G.: Termites and Soils. London and New York 1971

Lehn, H.: Phytoplanktonveränderungen im Bodensee und einige Folgeprobleme. Verhdl. Ges. Ökol. Saarbrücken. 225–235. Den Hague 1974

Lewis, T. H.: Dark coloration in the reptiles of the Tularosa Malpais, New Mexico. Copeia *3* (1949) 181–184

Lindroth, C. H.: The theory of glacial refugia in Scandinavia. Comments on present opinions. Notulae Entomol. XLIX 1969

Löffler, E.: Evidence of Pleistocene glaciation in East Papua. Austral Geograph. Stud. *8* (1970) 16–26

Löffler, E.: Pleistocene glaciation in Papua and New Guinea. Z. Geomorph. *13* (1972) 32–58

Lowry, W. P.: Atmospheric pollution and Global climatic change. Ecology *53* (3) (1972) 908–914

Ludwig, G.: Probleme im Paläozoikum des Amazonas – und des Maranhão-Beckens in erdölgeologischer Sicht. Erdöl und Kohle, Erdgas, Petrochemie *19* (1966) 798–807

Ludwig, G.: Die geologische Entwicklung des Marajó-Beckens in Nordbrasilien. Geol. Jb. *86* (1968) 845–878

Lydekker, R.: A Geographical History of mammals. Cambridge 1896

Lyon, G. L. et al: Some trace elements in plants from serpentine soils. New Zealand J. Sci. *13* (1970) 133–139

Macarthur, R. H., Recher, H. und Cody, M.: On the relation between habitat selection and species diversity. Am. Naturalist *100* (1966) 319–327

Macarthur, R. H. und Wilson, E. O.: An equilibrium theory insular Zoogeography. Evolution *17* (1963) 373–387

Macarthur, R. H. und Wilson, E. O.: Biogeographie der Inseln. München 1971

Maher, W. J.: Predation by weasels on a winter population of lemmings, Banks Island, Northwest Territories. Can. Field Nat. *81* (1967) 248–250

Main, A. R., Littlejohn, M. J. und Lee, A. K.: Ecology of Australian Frogs. In: Biogeography and Ecology in Australia. Den Hague 1959

Malec, F. und Storch, G.: Der Wanderigel, *Erinaceus algirus* Duvernoy & Lereboullet, 1842, und seine Beziehungen zum nordafrikanischen Herkunftsgebiet. Säugetierkd. Mitt. *20* (1972) 146–151

Maloiy, G. M. O.: Comparative Physiology of Desert Animals. Zool. Soc.-London, New York und London 1972

Main, M. S.: Ecology and Biogeography in India. Den Hague 1974

Mayr, E.: The zoogeographic position of the Hawaiian Islands. Condor *45* (1943) 45–48

Mayr, E.: Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. Proc. Nat. Acad. Sci. *51* (1964)

Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin 1967

McLusky, D. S.: Ecology of estuaries. London 1971

Meisenheimer, J.: Die bisherigen Forschungen über die Beziehungen der drei Südkontinente zu einem antarktischen Schöpfungszentrum. Naturw. Wsch. *3* (1904)

Mertens, R.: Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzips, dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. Senckenbergiana *10* (1928) 81–91

Mertens, R.: Die Amphibien und Reptilien von El Salvador. Abhdl. Senck. Naturf. Ges. *487* (1952)

Mertens, R.: Madagaskars Herpetofauna und die Kontinentaldrift. Zool. Med. *46* (7) (1972) 91–98

Messerli, B.: Formen und Formungsprozesse in der Hochgebirgsregion des Tibesti.-Hochgebirgsforschung *2* (1972) 23–86

Möbius, K.: Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877

Mohr, E. und Dunker, G.: Vom „Formenkreis“ *Mus musculus*. Zool. Jb. Syst. *56* (1930) 65–72

Montanucci, R. R.: Convergence, Polymorphism or Introgressive Hybridization? An Analysis of Interaction between *Crotaphytus collaris* and *C.reticulatus* (Sauria: Iguanidae). Copeia *1974* (1) (1974) 87–101

Moreau, R. E.: Pleistocene Climatic Changes and the Distribution of Life in East Africa. J. Ecol. *21* (1931) 415–435

Moreau, R. E.: Vicissitudes of the African biomes in the Late Pleistocene. Proc. Zool. Soc. London. *141* (1963) 395–421

Moreau, R. E.: The Bird Faunes of Africa and its islands. London and New York 1966

Moreau, R. E.: Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. J. Zool. *158* (1969) 39–61

Moreau, R. E.: The Palaearctic – African Bird Migration Systems. London und New York 1972

Moursi, A.: The letal doses of CO_2, N, NH_3 and H_2S for soil arthropods. Pedobiologica *2* (1962) 9–14

Müller, D. und Nielsen, J.: Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Forstl. Forsgsv. in Danmark *29* (1965) 69–160

Müller, P.: Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien). Saarbrükken 1968

Müller, P.: Vertebratenfaunen brasilianischer Inseln als Indikatoren für glaziale und postglaziale Vegetationsfluktuationen. Abhdl. Dtsch. Zool. Ges. Würzburg *1969* (1970) 97–107

Müller, P.: Durch den Menschen bedingte Arealveränderungen brasilianischer Wirbeltiere. Nat. u. Museum *100* (1) (1970) 22–37

Müller, P.: Ausbreitungszentren und Evolution in der Neotropis. Mitt. Biogeogr. Abt. Geogr. Inst. Univ. Saarl. *1* (1971) 1–20

Müller, P.: Biogeographische Probleme des Saar-Mosel-Raumes, dargestellt am Hammelsberg bei Perl. Faun.-flor. Not. aus Saarl. *4* (1/2) (1971) 1–14

Müller, P.: Die Bedeutung der Ausbreitungszentren für die Evolution neotropischer Vertebraten. Zool. Anzeiger 1972

Müller, P.: Der neotropische Artenreichtum als biogeographisches Problem. Festbundel Brongersma. Zool. Med. *47* (1972) 88–110

Müller, P.: Biogeography and Evolution in South America. Int. Geogr. Congr. Montreal 1972

Müller, P.: Die Bedeutung der Biogeographie für die ökologische Landschaftsforschung. Biogeographica *1* (1972) 25–53

Müller, P.: Biogeographie und die „Erfassung der Europäischen Wirbellosen". Ent. Zeitschr. *82* (3) (1972)

Müller, P.: Probleme des Ökosystems einer Industriestadt, dargestellt am Beispiel von Saarbrücken. Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen. Gießen 1973

Müller, P.: The Dispersal Centres of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical realm. Biogeographica *2* (1973) 1–243

Müller, P.: Beiträge der Biogeographie zur Geomedizin und Ökologie des Menschen. Wiesbaden 1973

Müller, P.: Aspects in Zoogeography. Den Hague 1974

Müller, P.: Was ist „Ökologie"? Das Gartenamt *11* (1974) 634–637

Müller, P., Klomann, U., Nagel, P., Reis, H. und Schäfer, A.: Indikatorwert unterschiedlicher biotischer Diversität im Verdichtungsraum von Saarbrücken. Verhdl. Ges. Ökol., Erlangen. Den Hague 1975

Müller, P. und Schmithüsen, J.: Probleme der Genese südamerikanischer Biota. Festschr. Gentz Kiel 1970

Nagel, P.: Studien zur Ökologie und Chorologie der Coleopteren (Insecta) xerothermer Standorte des Saar-Mosel-Raumes mit besonderer Berücksichtigung der die Bodenoberfläche besiedelnden Arten. Diss., Saarbrücken 1975

Naumann, C.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). Inaug.-Diss., Bonn 1969

Nelson, G. J.: The problem of Historical Biogeography. Syst. Zool. *18* (2) (1969) 243–246

Neumann, D.: Zielsetzungen der physiologischen Ökologie. Verhdl. Ges. f. Ökologie, Saarbrücken, p. 1–9. Den Hague 1974

Niethammer, G.: Tiergeographie. In: Fortschritte der Zoologie. *11.* Stuttgart 1958

Niethammer, G.: Die Rolle der Auslese bei Wüstenvögeln. Bonn. Zool. Beitr. *10* (1959) 179–197

Niethammer, G.: Die wertvollsten Vögel der Welt. Vogel-Kosmos *9* (1969) 304–309

Niethammer, J.: Der Igel von Teneriffa. Zool. Beitr. *18* (2) (1972) 307–309

Ortmann, A. E.: Grundzüge der marinen Tiergeographie, Jena 1896

Ortmann, A. E.: The theories of the origin of the Antarctic faunas and floras. Amer. Nat. *35* (1901)

Osborn, H. F.: The age of mammals in Europe, Asia and North America. New York 1910

Overbeck, J.: Die Stellung der Bakterien in der Nahrungskette eines Sees. Umschau *11* (1972)

Overbeck, J.: Über die Kompartimentierung der stehenden Gewässer – Ein Beitrag zur Struktur und Funktion des limnischen Ökosystems. Verhdl. Ges. Ökol., Saarbrücken. Den Hague 1974

Palmen, E.: Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo *10* (1) (1944) 1–262

Paulian, R.: Some ecological and biogeographical problems of the Entomofauna of Madagascar. In: Biogeography and ecology in Madagascar. Den Hague 1972

Perring, F. H.: Data-processing for the Atlas of the British Flora. Taxon *12* (1963) 183–190

Peters, H.: Fliegen- und Rattenbekämpfung – wichtige Aufgaben der Stadthygiene. G.I. *9/10* (1949) 160–169

Pianka, E. R.: Zoogeography and Speciation of Australian Desert Lizards: A Ecological Perspective. Copeia *1972* (1) (1972) 127–145

Povolny, D.: Gesichtspunkte der Klassifikation von synanthropen Fliegen. Zeitschr. Angew. Zool. *46* (1959) 324–328

Povolny, D.: Synanthropy. In: Flies and Disease. Princeton, New Jersey 1971

Povolny, D.: Einige interessante Tierrelikte in der Fauna Mitteleuropas und ihre Biochore (Insecta). Folia Entomol. Hungarica *25* (1972) 327–333

Prakash, J.: The ecology of vertebrates of the Indian Desert. In: Ecology and Biogeography in India. Den Hague 1974

Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H. und Larcher, W.: Temperature and Life. Berlin-Heidelberg-New York 1973

Preston, F. W.: The canonical distribution of commoness and rarity. Ecology *43* (1962) 185–215, 410–432

Reichenbach-Klinke: Der Süßwasserfisch als Nährstoffquelle und Umweltindikator. Stuttgart 1974

Reinig, W. F.: Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen. S.B. Ges. nat. Freunde Berlin 1935 p. 50–69

Reinig, W. F.: Die Holarktis. Jena 1936

Reinig, W. F.: Real Systematic Units in Zoology and their genetic structure. Research and Progress *5* (5) (1939) 20–39

Reinig, W. F.: Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilität. Z. indukt. Abstamm. Vererbgsl. *76* (1939) 260–308

Reinig, W. F.: Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. Syllegomena biologica 1950, 346–378

Reinig, W. F.: Bastardierungszonen und Mischpopulationen bei Hummeln (Bombus) und Schmarotzerhummeln (Psithyrus). Mitt. Münch. Entomol. Ges. *59* (1970) 1–89

Remane, A.: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biologia Generalis *17* (1943) 164–182

Remmert, H.: Die Tundra Spitzbergens als terrestrisches Ökosystem. Umschau *72* (2) (1972) 41–44

Remmert, H.: Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen. J. Orn. *114* (1973) 227–249

Rensch, B.: Verteilung der Tierwelt im Raum. In: Bertalanffy, Hdb. Biol. *5*, Potsdam 1950

Ridley, H. N.: The Dispersal of Plants troughout the World. Ashford, Kent 1930

Rubin, M. J.: Antarctic climatology. In: Biogeography and Ecology in Antarctica. 72–96. Den Hague 1965

Ruetimeyer, L.: Über die Herkunft unserer Tierwelt. Eine zoogeographische Skizze. Basel 1867

Rzedowski, J.: Geographical Relationships of the Flora of Mexican dry Regions. In: Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America. Amsterdam-London-New York 1973

Salomonsen, F.: Zoogeographical and ecological problems in arctic birds. Proc. XVth Internat. Ornith. Congress. Leiden 1972

Sauer, E. G. F. und Rothe, P.: Ratite Eggshells from Lanzarote, Canary Islands. Science *176* (1972) 43–45

Savage, J. M.: The origins and history of the Central American Herpetofauna. Copeia *1966* (4) (1966) 719–766

Schäfer, A.: Die Bedeutung der Saarbelastung für die Arealdynamik und Struktur von Molluskenpopulationen. Diss., Biogeographie, Universität des Saarlandes, Saarbrücken 1975

Schäfer, W.: Biozönose und Biofazies im marinen Bereich. Frankfurt 1963

Schmidly, D. J.: Geographic variation and taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the Southern United States. J. Mammalogy *54* (1973) 111–130

Schmidt, G.: Vegetationsgeographie auf ökologisch-soziologischer Grundlage. Leipzig 1969

Schminke, K. H.: Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). Mikrofauna des Meeresbodens *24* (1973) 219–408

Schminke, K. H.: Mesozoic Intercontinental Relationships as evidenced by Bathynellia Crustacea (Syncarida: Malacostraca). Syst. Zool. *23* (1974) 157–164

Schmithüsen, J.: Allgemeine Vegetationsgeographie. 3. Aufl. Berlin 1968

Schönbeck, H.: Eine Methode zur Erfassung der biologischen Wirkung von Luftverunreinigungen durch transplantierte Flechten. Staub-Reinhalt. Luft *29* (1) (1969) 14–18

Schönbeck, H. und Van Haut, H.: Messung von Luftverunreinigungen mit Hilfe pflanzlicher Organismen. Bioindicators of landscape deterioration. Prag 1971

Schönbeck, H. und Van Haut, H.: Methoden zur Erstellung eines Wirkungskatasters für Luftverunreinigungen durch pflanzliche Indikatoren. Verhdl. Ges. f. Ökologie 1973, Saarbrücken 1974

Schwarzbach, M.: Das Klima der Vorzeit. Stuttgart 1974

Schweiger, H.: Die Insektenfauna des Wiener Stadtgebietes als Beispiel einer kontinentalen Großstadtfauna. XI. Int. Kongr. Entomol. *3* (1962) 184–193

Schweinfurth, U.: Neuseeland. Beobachtungen und Studien zur Pflanzengeographie und Ökologie der antipodischen Inselgruppe. Bonner Geogr. Abhdl., Bonn 1966

Schwoerbel, J.: Einführung in die Limnologie. Stuttgart 1971

Sclater, P. L.: On the general geographical distribution of the members of the class Aves. J. Proc. Linn. Soc. London (Zool.) *2* (1858) 130–145

Segerstrale, S. G.: The freshwater amphipods, *Gammarus pulex* (L.) and *Gammarus lacustris* (G. O. Sars) in Danmark and Fennoskandia – a contribution to the late – and postglacial immigration history of the aquatic fauna of Northern Europe. Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. *15* (1954)

Segerstrale, S. G.: On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory. Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. *16* (1957)

Segerstrale, S. G.: Adaptational problems involved in the history of the glacial relicts of Eurasia and North America. Rev. Roum. Biol. *11* (1) (1966) 59–67

Shannon, C. E.: A mathematical theory of communication. Bell Syst. Techn. J. *27* (1948) 379–423, 623–656

Simberloff, D. S. und Wilson, E. O.: Experimental Zoogeography of Islands: the colonization of empty Islands. Ecology *50* (1969) 278–296

Simpson, G. G.: History of the fauna of Latin America. Amer. Scient. *38* (1950) 361–389

Sioli, H.: Zur Ökologie des Amazonasgebietes. Biogeography and Ecology in South America. *1* 137–169. Den Hague 1968

Sorauer, P.: Die makroskopische Analyse rauchgeschädigter Pflanzen. Samml. Abh. Abgase und Rauchschäden *7* (1911)

Sperling, D.: Populationsgenetik. Stuttgart 1973

Stocker, O.: Steppe, Wüste und Savanne. Festschr. Firbas. Veröff. Geobot. Inst. Rübel *37* (1962)

Stugren, B.: Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena 1972

Sukopp, H.: Verluste der Berliner Flora während der letzten hundert Jahre. Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin N. F. *6* (1966) 126–136

Sukopp, H.: Wandel der Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluß des Menschen. Umweltschutz in Land- und Forstwirtschaft *50* (1972) 112–139.

Sukopp, H. und Kunick, W.: Die Großstadt als Gegenstand ökologischer Forschung. Z. Techn. Univ. Berlin *5* (1973) 710–717

Sukopp, H., Kunick, W., Runge, M. und Zacharias, F.: Ökologische Charakteristik von Großstädten, dargestellt am Beispiel Berlins. Verhdl. Ges. f. Ökologie, Saarbrücken. Den Hague 1974

Sutton, D. B. und Harmon, N. P.: Ecology: Selected Concepts. New York-London-Sydney-Toronto 1973

Tansley, A.: The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology *16* (1935) 284–307

Thenius, E.: Säugetierausbreitung in der Vorzeit. Geophysik ermöglicht neue Einsichten. Umschau *72* (5) (1972) 148–153

Thielcke, G.: Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers *(Certhia brachydactyla)* im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsychologie *22* (5) (1965) 542–566

Thiele, H. U.: Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? Naturwiss. Rundsch. *21* (2) (1968) 57–65

Thiele, H. U.: Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. Verhdl. Ges. für Ökologie. Saarbrücken, p. 39–54, Den Hague 1974

Thomas, W. A.: Indicators of environmental quality. New York and London 1972

Thompson, A. W.: Über Wachstum und Form. Basel u. Stuttgart 1973

Thompson, D. Q.: The role of food and cover in population fluctuations of the brown lemming at Point Barrow, Alaska. Trans. 20th North Amer. Wildl. Conf., 1955, 166–176

Tischler, W.: Synökologie der Landtiere. Stuttgart 1955

Troll, C.: Termiten-Savannen. Länderkdl. Forsch. Festschr. N. Krebs. Stuttgart 1936

Troll, C.: Die dreidimensionale Landschaftsgliederung der Erde. Hermann von Wissmann-Festschr., Tübingen 1962

Udvardy, M. D. F.: Bird faunas of North America. Proc. 13th Int. Ornith. Congress, 1964, 1147–1167

Udvardy, M. D. F.: The concept of faunal dynamism and the analysis of an example. Bonner zool. Beitr. *20* (1968) 1–10

Udvardy, M. D. F.: Dynamic Zoogeography with special reference to land animals. New York 1969

Uvarov, B. P.: A revision of the genus *Locusta* with a new theory as to the periodicity and migration of locusts. Bull. Ent. Res. *12* (1921) 135–163

Uvarov, B. P.: Locust Research and Control (1929–1950). Colonial Research Publication No 10, London 1951

Varga, L.: Ein interessanter Biotop der Biozönose von Wasserorganismen. Biol. Zentralbl. *28* (1928) 143–162

Varga, Z.: Extension, Isolation, Micro-Evolution. Acta Biologica Debrecina *7/8* (1970) 193–209

Vaufrey, R.: Les éléphants nains des îles méditerran. et la question des isthmes Pleistocènes. Paris 1929

Vauk, G.: Die Vögel Helgolands. Hamburg u. Berlin 1972

Vaurie, C.: A study of Asiatic larks. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *97* (1951) 431–526

Vieillard, J.: Définition du Bécasseau variable *Calidris alpina* (L.) Alauda *40* (4) (1972) 321–342

Vieillard, J.: Recensement et statut des populations d'Anatidés du Bassin Tchadien. Cah. O.R.S.T. O., *6* (1) (1972) 85–100

Vierke, J.: Die Besiedlung Südafrikas durch den Haussperling *(Passer domesticus)*. J. F. Ornithol. *111* (1) (1970) 94–103

Vuilleumier, F.: Speciation in South American Birds: 1 Progress report. Act. IV Congr. Latin. Zool. *1* (1970) 239–255

Vuilleumier, F.: Insular Biogeography in continental Regions. II. Cave Faunas from Tessin, Southern Switzerland. System. Zool. *22* (1973) 64–76

Wagner, M.: Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868

Wagner, M.: Über die Darwinsche Theorie in bezug auf die geographische Verbreitung der Organismen. – Sitzungsber. Bayr. Akad. Wiss. München 1868, *1* (1868) 359–395

Wagner, M.: Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel 1889

Waibel, L.: Urwald, Veld, Wüste. Breslau 1921

Waibel, L.: Physiologische Tiergeographie. Hettners Geo. Zeitschr. *18* (1912)

Wake, D. B.: The abundance and diversity of tropical Salamanders. Amer. Nat. *104* (936) (1970) 211–213

Wallace, A. R.: On the zoological geography of the Malay Archipelago. Proc. Linnaean Soc. Zool. London 1860 4, 173–184

Wallace, A. R.: Geographical distribution of animals, London 1876

Walter, H.: Das Pampaproblem in vergl. ökologischer Betrachtung und seine Lösung. Erdkunde *21* (1967) 181–203

Walter, H.: War die Pampa von Natur aus baumfrei? Umschau *16* (1969) 508–509

Walter, H.: Biosphäre, Produktion der Pflanzendecke und Stoffkreislauf in ökologisch-geographischer Sicht. G. Z. *59* (2) (1971) 116–130

Walter, H.: Der Wasserhaushalt der Pflanzen in kausaler und kybernetischer Betrachtung. 100 Jahre Hochschule für Bodenkultur in Wien 1872–1972, *2* (1972) 316–331

Walter, H.: Allgemeine Geobotanik. Stuttgart 1973

Weber, M.: Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena 1902

Wegener, A.: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Sammlung Vieweg, Braunschweig 1929

Weidner, H.: Schädlinge an Arzneidrogen und Gewürzen in Hamburg. Beitr. zur Entomologie *13* (3/4) (1963) 527–545

Weischet, W.: Notwendigkeit und Möglichkeit einer raum- und klimagerechteren Fassung der „Technischen Anleitung zur Reinhaltung der Luft" (TA-Luft). Verhdl. Ges. Ökologie, Saarbrücken, 329–349. Den Hague 1974

Wilson, E. O. und Bossert, W. H.: Einführung in die Populationsbiologie. Berlin-Heidelberg-New York 1973

Wilson, E. O. und Simberloff, D. S.: Experimental zoogeography of Islands: defaunation and monitoring techniques. Ecology *50* (1969) 267–278

Witley, G. P.: The Freshwater Fishes of Australia. In: Biogeography and Ecology in Australia. Den Hague 1959

Wittmann, O.: Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. Die antarktischen Beziehungen. Zoogeographica *2* (2) (1934) 246–304

Woltereck, D. O.: Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „Ökologische Gestalt-Systeme". Biol. Zentralbl. *28* (1928) 521–551

Zabelin, J. M.: Theorie der physischen Geographie. Moskau 1959

Zimmermann, E. C.: Insects of Hawaii. Univ. Hawaii Press, Honolulu 1948

Sachverzeichnis

Ein Lehrbuch für Geographen, Paläontologen, Zoologen und Botaniker

Forschungsziel der Tiergeographie

Ökologische Struktur der Biosphäre: Biome, Fauna der Seen und Fließgewässer, Urbane Ökosysteme

Genetische Struktur der Biosphäre: Tierreiche

Arealstruktur
Arealdynamik

Evolution der Areale und Landschaftsgeschichte



ISBN 3-519-03406-9